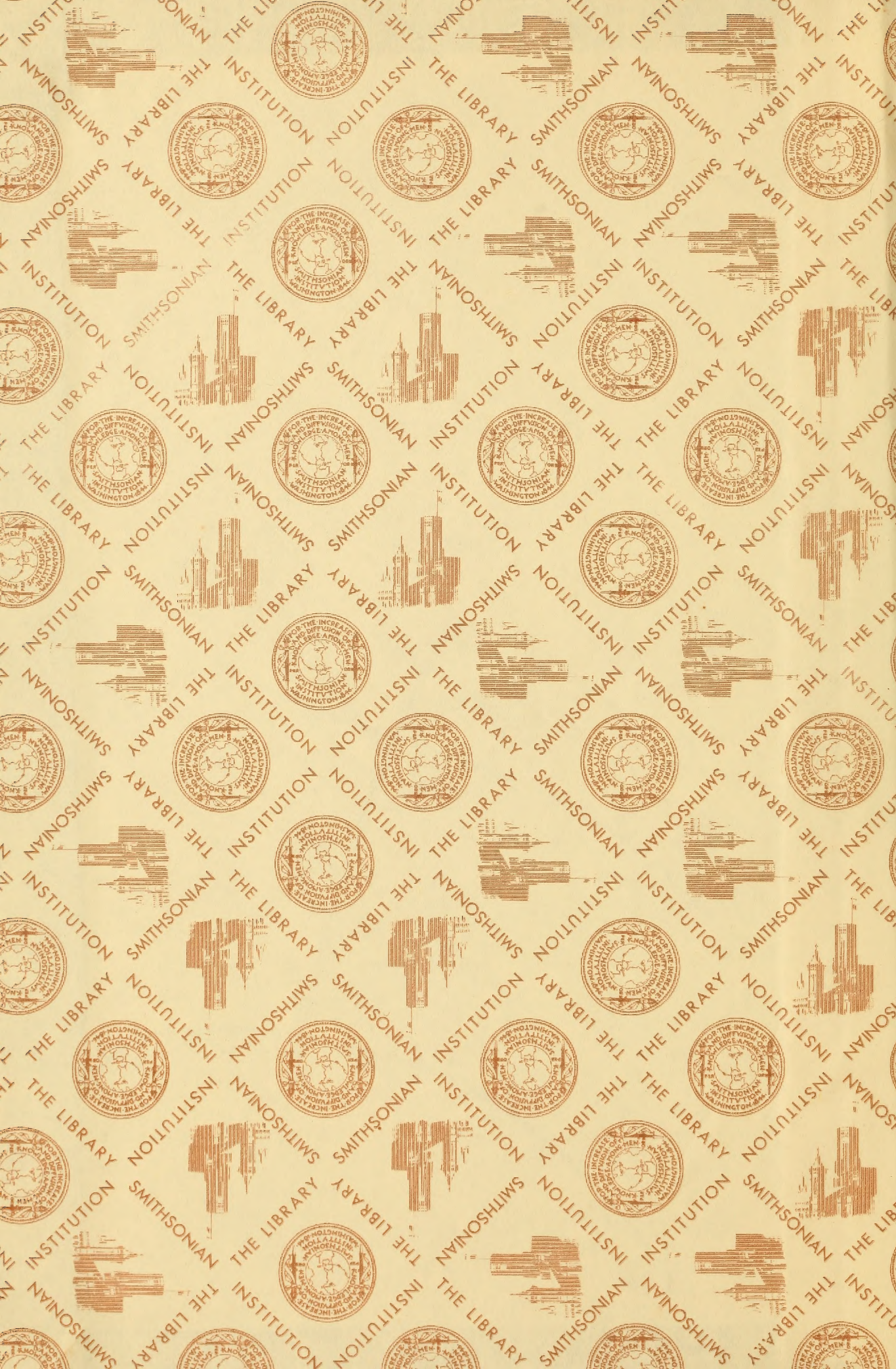

SMITHSONIAN INSTITUTION THE LIBRARY

THE LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION

12
3977
Smithsonian
26

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

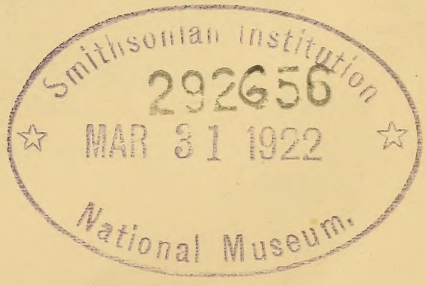
ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 38

MIT 37 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 13 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 4. Februar 1921.)

Seite

WUNDSCH, H. H., Beiträge zur Frage nach dem Einfluß von Temperatur und Ernährung auf die quantitative Entwicklung von Süßwasserorganismen. (Wissenschaftliche Resultate aus der Teichdüngungsversuchsstation Sachsenhausen.) Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel 1—5 1

SCHICHE, OTTO E., Reflexbiologische Studien an Bodenfischen. I. Beobachtungen an *Amiurus nebulosus* LES. Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel 6 49

SCHEURING, LUDWIG, Beobachtungen und Betrachtungen über die Beziehungen der Augen zum Nahrungserwerb bei Fischen . . 113

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 22. März 1921.)

WEISS, OTTO, Wachstum und Zellgröße bei Cyprinus carpio L. Mit 3 Abbildungen im Text 137

BREEST, Anhang zur Arbeit von WEISS: Der Wassergehalt des Edelkarpfens und des Bauernkarpfens 169

FRANZ, VICTOR, Über Hautlichtsinn, Augen- und Fühlerfunktionen bei Stylommatophoren. Mit 5 Abbildungen im Text 171

HESSE, RICHARD, Über den Einfluß des Untergrundes auf das Gedeihen des Rehes 203

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 16. August 1921.)

HESSE, RICHARD, Das Herzgewicht der Wirbeltiere 243

DEWITZ, J., Weitere Mitteilungen über die Entstehung der Farbe gewisser Schmetterlingkokons und über ihre von den Autoren angenommene Anpassung an die Umgebung. Mit Tafel 7—9 365

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 20. Oktober 1921.)

Seite

DEMOLL, R., Über die Vorstellungen der Tiere. Mit 2 Abbildungen im Text 405

v. FRISCH, KARL, Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insecten. Mit 7 Abbildungen im Text und Tafel 10—11 449

BRÜEL, L., Artumbildungs- und Variabilitätsstudien am Nervensystem von Firoloida kowalevskyi VAYSS. (desmaresti). Mit Tafel 12—13 517

JORDAN, H. J. und H. BEGEMANN, Über die Bedeutung des Darmes von Helix pomatia. (Ein Beitrag zur vergleichenden und allgemeinen Physiologie der Resorption) 565

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 38, HEFT 1

MIT 20 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN

OCT 31 1921

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Die „Zoologischen Jahrbücher" (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Physiol., Bd. 38, 1)

Seite

WUNDSCH, H. H., Beiträge zur Frage nach dem Einfluß von Temperatur und Ernährung auf die quantitative Entwicklung von Süßwasserorganismen. Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel 1—5 . . 1

SCHICHE, OTTO E., Reflexbiologische Studien an Bodenfischen. Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel 6. 49

SCHEURING, LUDWIG, Beobachtungen und Betrachtungen über die Beziehungen der Augen zum Nahrungserwerb bei Fischen . . 113

Die Lieferung meiner Verlagswerke erfolgt ab 1. Jan. 1921 mit nachstehenden Preiszuschlägen:

Teuerungszuschlag des Verlags für die bis Ende 1917 erschienenen Werke 200%
„ „ „ für die 1918 erschienenen Werke . . . 100%
„ „ „ für die 1919 erschienenen Werke . . . 50%

Die seit 1920 erschienenen Werke sind zuschlagfrei.

Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet.

Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Jena **Gustav Fischer,** Verlagsbuchhandlung.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Handbuch der Entomologie. Hrsg. von Prof. Dr. **Chr. Schröder,** Berlin-Lichterfelde. **Lieferung 5 u. 6:** Bd. III S. 113—304. (Kap. 6—7.) 1920/21. je Mk 12.—

Früher erschien Lieferung 1—4, enthaltend:

Bd. I (S. 1—528). Kap. 1—7. — Bd. III (S. 1—112). Kap. 1—6.

Preis für Lieferung 1—4 (1912—13): je Mk 15.— (einschl. Teuerungszuschlag des Verlags).

Inhalt der Lieferungen 1—6:

Band I. Kap. 1: **Haut und Hautorgane.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit 38 Abb. Nebst Anhang: **Die Organe zur Lautäußerung.** Von Dr. O. Prochnow, Gr.-Lichterfelde-Berlin. Mit 12 Abb. (S. 1—75). — Kap. 2: **Nervensystem.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit 40 Abb. (S. 76—139). — Kap. 3: **Sinnesorgane.** Von demselben. Mit 74 Abb. (S. 140—233). — Kap. 4: **Der Darmtraktus und seine Anhänge.** Von demselben. Mit 59 Abb. (S. 234—315). — Kap. 5: **Respirationsorgane.** Von demselben. Mit 63 Abb. (S. 316—382). — Kap. 6: **Zirkulationsorgane und Leibeshöhle.** Von demselben. Mit 45 Abb. (S. 383—437). — Kap. 7 (zum Teil): **Muskulatur und Endoskelett.** Von demselben. Mit 71 Abb. (S. 438—528).

Band III. Kap. 1: **Aus der Geschichte der Entomologie.** Von Dr. A. Handlirsch, Wien. Mit 1 Abb. (S. 1—21). — Kap. 2: **Ueber Entomologische Literatur und ihre Benutzung.** Von demselben. (S. 22—32). — Kap. 3: **Zur entomologischen Technik.** Von demselben. Mit 17 Abb. (S. 33—60). — Kap. 4: **Die systematischen Begriffe.** Von demselben. (S. 61—78). — Kap. 5: **Nomenklatur, Typen und Zitate.** Von demselben. (S. 79—99). — Kap. 6: **Terminologie der für die Systematik wichtigsten Teile des Hautskelettes.** Von demselben. Mit 33 Abb. (S. 100—116). — Kap. 7: **Palaeontologie.** Von demselben. Mit 186 Abb. (S. 117—304).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beiträge zur Frage nach dem Einfluß von Temperatur und Ernährung auf die quantitative Entwicklung von Süßwasserorganismen.

Wissenschaftliche Resultate aus der Teichdüngungsversuchsstation Sachsenhausen.

Von

H. H. Wundsch, Privatdozent (Münster i. W.).

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel 1—5.

Seitdem wir durch Lohmann jene bedeutende Rolle kennen gelernt haben, die das Nannoplancton im Stoffhaushalt der Gewässer zu spielen scheint, ist die Frage nach der Trophologie unserer Süßwasserorganismen, vor allem der Planctonten, wieder stark in den Vordergrund des Interesses der Hydrobiologie getreten. Überhaupt scheint es ja, als wenn ein großer Teil der Hydrobiologen mehr und mehr dazu neige, von der Behandlung rein ökologischer Probleme überzugehen zu einer Erforschung des Stoffwechsels der Gewässer, also zur Physiologie der Biocönosen im engeren und weiteren Sinne. Und kaum haben sich die Wellen der Diskussion über die Pütter-schen Theorien etwas gelegt, so erhebt sich auf Grund der Behandlung des Nannoplanctons und seiner Rolle im Stoffhaushalt der Gewässer eine neue Streitfrage unter dem Motto: Temperatur oder Ernährung als Ursache der Periodizität des tierischen Netzplanctons.

Nachdem Woltereck und Brehm das Problem als solches gestellt und auf die wahrscheinliche Bedeutung der pflanzlichen Nannoplanctonten für die Massenentwicklung des tierischen Netzplanctons hingewiesen hatten, sind vor allem zwei Arbeiten erschienen, die sich vom grundsätzlichen Standpunkt aus mit der Frage beschäftigt haben: Dieffenbach u. Sachse kamen auf Grund ihrer Untersuchungen an Rotatorien zu dem Schluß, daß Qualität und Quantität der Ernährung so gut wie einzig ausschlaggebend seien nicht nur für die quantitative Periodizität dieser Tiergruppe, sondern auch für die Erscheinung der sogenannten Cyclomorphose.

Schädel, der uns kürzlich eine Darstellung des gesamten Problems, soweit es das Plancton betrifft, gegeben hat, läßt ebenfalls den Faktor der Ernährung die Hauptrolle bei den bekannten Mengenschwankungen der tierischen Planctonten in Teichgewässern spielen. Die Untersuchungen von Colditz im Mansfelder See und von Lantzsch am Zuger See, deren Ergebnisse Schädel ebenfalls verwertet, bewegen sich dagegen teilweise bereits auf einem etwas anderen Gebiete, da sie sich, vor allem bei Lantzsch, mit der räumlichen Abhängigkeit der tierischen Konsumenten von den Verbreitungszonen der produzierenden Nannoplanctonten befassen, also eine ökologische Seite des Problems behandeln. Colditz bringt allerdings auch die Frage nach dem quantitativen Einfluß von Temperatur und Ernährung ausführlich zur Sprache. Wir werden auf seine in vieler Beziehung äußerst lehrreiche Arbeit weiter unten noch ausführlich einzugehen haben, obwohl sein Objekt, der Mansfelder See, an sich zur Behandlung des prinzipiellen Problems nicht ganz günstig war.

Schädel selbst, der auf ziemlich breiter Grundlage arbeitete, hat es unter glücklicher Vermeidung der vielleicht etwas allzu kategorischen Behandlungsweise, welche Dieffenbach der Frage zuteil werden ließ, verstanden, einige recht interessante Beziehungen der drei Größen Temperatur, Periodizität des ernährenden Nannoplanctons und Massenentwicklung des zehrenden Netzplanctons an seinem Beobachtungsgewässer sicherzustellen.

Vor allem kann man es nach den bisher vorliegenden Untersuchungen wohl als feststehend betrachten, daß die tierischen Planctonten tatsächlich, was die Art ihrer Ernährung anbetrifft, vom Nannoplancton, nicht vom pflanzlichen Netzplancton abhängig sind. Minder geklärt erscheint in den bisherigen Arbeiten die Rolle, die der Temperaturfaktor in den quantitativen Verhältnissen der

Biocönosen spielt. Dieffenbach neigte scheinbar dazu, die, selbst indirekte, Wirkung der Temperatur überhaupt zu leugnen, doch ist der natürliche Einfluß, den seine Polemik gegen die Resultate Krätzschmar's auf seine theoretischen Festlegungen hatte, der prinzipiellen Behandlung dieser Frage nicht günstig gewesen. Schädel, entsprechend seiner umfassenderen Darstellung, hat dagegen die wechselseitigen Beziehungen von Temperatur und Ernährungsfaktor auf eine Formel zu bringen versucht, die sicherlich zu den interessantesten empirischen Ergebnissen gehört, die wir in letzter Zeit auf dem Gebiete der Hydrobiologie zu verzeichnen haben. Es ist das die Formel von dem optimalen Temperaturbereich für die Massenentwicklung der tierischen Planctonten, dahin lautend, daß der Einfluß der Temperatur nur in der kälteren Jahreszeit ein direkter sei. „Hier" (Herbst bis Mitte April) „bewirken schon ganz geringe Unterschiede der Temperatur eine Zu- resp. Abnahme der Produzenten und damit verbunden der Konsumenten. Die Temperatur hat, nachdem sie bis zu einem gewissen Betrage gestiegen ist, keinen Einfluß mehr auf den Cyclus der Planctonten (Optimalbereich der Temperatur!). Erst wenn sie im Herbst wieder endgültig unterhalb dieses Bereiches angekommen ist, wirkt weitere Temperaturabnahme vermindernd auf die Planctonproduktion ein."

Wir werden sehen, daß diese empirische Formel eine tatsächlich vorhandene Gesetzmäßigkeit völlig zutreffend, wenn auch nicht ganz einwandfrei abgegrenzt, darstellt. Indessen muß es zweifellos den grundsätzlichen Wert der Schädel'schen Ergebnisse etwas vermindern, daß sie alle an einem räumlich sehr beschränkten Einzelobjekt, dem Schloßteich und Schloßgraben in Münster, gewonnen wurden. Denn gerade die Thermik der Binnengewässer bildet einen je nach der Individualität des Wasserbeckens so stark schwankenden Faktor, daß die Ableitung allgemeiner Beziehungen, in denen dieser Faktor eine Rolle spielt, auf Grund von nur ein oder zwei Lokalbeobachtungsreihen doch mißlich erscheint. Ich halte es daher für nützlich, an dieser Stelle einige weitere Ergebnisse zur allgemeinen Kenntnis zu bringen, die, unter ungewöhnlich günstigen Beobachtungsbedingungen gewonnen, vielleicht imstande sind, die gegenseitigen Beziehungen von Temperatur, Ernährungsfaktor und Mengenentwicklung des tierischen Netzplanctons ihrer Klarstellung wieder einen Schritt näher zu bringen. Da meine Resultate aber im Laufe einer Untersuchungsreihe gewonnen wurden, deren eigentliches Ziel zunächst nicht in der angedeuteten

Richtung lag, so ist es notwendig, über meine Arbeitsbedingungen und Methoden einige Worte vorauszuschicken.

Im Jahre 1912 gründete der Fischereiverein für die Provinz Brandenburg eine sogenannte Teichwirtschaftliche Versuchsstation bei dem Dorfe Sachsenhausen in der Nähe des märkischen Städtchens Oranienburg, eine halbe Eisenbahnstunde von Berlin.

Die wissenschaftliche Leitung des Unternehmens wurde dem Direktor des Tierphysiologischen Instituts der Berliner Landwirtschaftlichen Hochschule, Geh. Regierungsrat Prof. Dr. N. Zuntz, übertragen. Die Anlage bestand aus 29 Versuchsteichen, von je $^1/_4$ ha Flächenausdehnung, die auf unplaniertem Wiesenboden angelegt und mit Havelwasser gespeist wurden.

Ein gut eingerichtetes Barackenlaboratorium auf dem Gelände der Teichwirtschaft bot die Möglichkeit, alle einschlägigen Arbeiten an Ort und Stelle auszuführen. Material, das einen 1stündigen Transport vertrug, sowie alle konservierten Sachen konnten außerdem in die großen Berliner Institute überführt und dort in aller Muße behandelt werden. Der Zweck der ganzen Anlage bestand darin, eine wissenschaftliche Prüfung der Frage durchzuführen, ob es möglich sei, den Ertrag von Fischteichen dadurch zu erhöhen, daß man dem bespannten Teich, also dem Wasser, anorganische, mineralische Nährstoffe (Kalk, Kali, Phosphorsäure und Stickstoffverbindungen) zusetzte.

Um die Entscheidung dieses für die teichwirtschaftliche Praxis äußerst wichtigen Problems auf eine möglichst breite Grundlage zu stellen, wurde nun der gesamte Stoffwechsel unserer Versuchsteiche einer eingehenden Beobachtung unterzogen, derart, daß in den beiden ersten Vollversuchsjahren 1914 und 1915 nicht nur durch geschulte Chemiker und Bakteriologen in kurzen Abständen der Chemismus des Wassers und die bacteriellen Vorgänge in den Teichen festgestellt wurden, sondern daß wir auch den Gehalt an Planctonten und höheren Lebewesen wöchentlich in allen Becken quantitativ aufnahmen und qualitativ bearbeiteten. Da nun gleichzeitig die in den (ablaßbaren) Teichen befindliche Fischmenge, bestehend aus Karpfen und Schleien, in jedem Frühjahr und Herbst genau gewogen wurde und wir außerdem den Gehalt an chemischen Elementarnährstoffen experimentell in festgesetzter Weise verändern konnten, so waren hier die Vorbedingungen zur Gewinnung einwandfreier Daten über das Wechselverhältnis der einzelnen im Lebensraum wirksamen Faktoren in außergewöhnlich günstiger Weise gegeben.

Zur Ausführung und Bearbeitung der eigentlichen biologischen Untersuchungsreihen hatte das Institut für Binnenfischerei in Friedrichshagen der Landwirtschaftlichen Hochschule zwei Zoologen zur Verfügung gestellt, den damaligen wissenschaftlichen Hilfsarbeiter Dr. Hartwig und den Verfasser dieser Mitteilung.

Wir teilten uns im Jahre 1914 das Arbeitsgebiet derart, daß Hartwig die Gewinnung des Untersuchungsmaterials aus dem Bereich der Ufer- und Bodenfauna übernahm, während ich selbst das Plancton behandelte. Als mein Kollege mit Beginn des Krieges zu den Waffen gerufen wurde und bald darauf auf dem Schlachtfelde fiel, setzte ich seine Bearbeitungen fort und beschäftigte mich auch in den folgenden Jahren mit dem methodisch-quantitativ noch wenig bearbeiteten Gebiet der Ufer- und Bodenorganismen, während für die Bearbeitung der planctologischen Fragen meine Frau, damals ebenfalls Assistentin am Institut für Binnenfischerei, in den Mitarbeiterkreis eintrat.

Fig. A. Entnahme von Teichwasser durch Schöpfen zur Planctonfiltration.

Die Gewinnung der quantitativen Planctonstichproben erfolgte nun derart, daß in Abständen von 8 zu 8 Tagen aus jedem der 19 in die Versuchsreihe einbezogenen Teiche eine Wassermenge von je 2 hl durch ein Planctonnetz filtriert wurde, und zwar wurden 100 l im oberen flachen, und weitere 100 l im unteren, etwa $1^1/_2$ m tiefen Drittel der langgestreckten Teiche entnommen. Die Gewinnung des Wassers selbst erfolgte durch Schöpfen mit einer Fünfliterkanne.

indem der Untersuchende mit Wasserstiefeln in die Teiche hineinging und sorgfältig die geeigneten Stellen innerhalb des gewünschten Bezirks auswählte (vgl. Fig. A). Auf diese Weise erhielten wir wirklich einwandfreie, auf eine bestimmte Wassermenge bezügliche Quantitätswerte, unter Vermeidung desjenigen Fehlers, der bei Planctonuntersuchungen in Teichen mit starkem Pflanzenbestand so leicht eintritt, daß nämlich von Pflanzenstengeln abgestreifter Aufwuchs oder auf der Wasseroberfläche schwimmender Detritus ins Netz gerät und einerseits den Filtrationskoeffizienten ändert, andrerseits eine falsche qualitative Zusammensetzung des Fanges, besonders was Diatomeen anlangt, vortäuscht. Bei geeigneter Handhabung der Schöpfkanne fand gleichzeitig eine genügende Durchmischung der Wasserschichten statt, um den Einfluß vertikaler Verteilung auf die quantitativen Ergebnisse auszuschalten, ein Einfluß, der sich, wie Kontrollfänge mit der Pumpe bewiesen, selbst in so flachen Teichen bereits sehr empfindlich bemerkbar machen kann.

Die Stichproben für Ufer- und Bodenfauna wurden in der Weise gewonnen, daß, entsprechend den Planctonfängen, mit einem Pfahlkratzer von 20 cm Schneidenlänge je 1 qm Ufer- und Bodenfläche abgekratzt und der Organismeninhalt gesiebt und ausgezählt wurde. Diese Probenentnahme fand ebenfalls in jedem Teich an zwei Stellen, im oberen und unteren Drittel, statt und wurde alle 14 Tage ausgeführt.

Die Planctonfänge wurden im Laboratorium zuerst nach dem Rohvolumen gemessen, indem der Inhalt des Fangbechers in gradierten Röhrchen von 15 ccm Inhalt je 1 Minute mit der Hand zentrifugiert und dann nach ccm abgelesen wurde.

Außerdem wurden die Versuchsteiche, je nach den zur Anwendung gekommenen verschiedenen Düngungskombinationen, in 7 Düngungsgruppen geteilt und aus jeder Gruppe das Plancton eines Teiches, dessen Rohvolumen dem Gruppendurchschnitt möglichst entsprach, qualitativ und nach der Auszählmethode behandelt. Auf diese Weise wurden also aus 19 unter genau bekannten Bedingungen stehenden gleichgroßen Wasserbecken quantitative und qualitative Werte gewonnen.

Die Temperaturschwankungen wurden daneben auf denkbar exakte Weise ermittelt, nämlich durch ins Teichwasser eingebaute selbstregistrierende Thermographen, die es ermöglichten, die Durchschnittstemperatur des Teichwassers täglich auf Grund des wahren Tagesdurchschnitts festzulegen.

Dieses Verfahren verdient zweifellos den Vorzug vor der Kurvenkonstruktion unter Zugrundelegung einer einmaligen täglichen Messung, wie sie auch noch von SCHÄDEL angewandt worden ist.

Denn es ist ohne weiteres ersichtlich, daß vor allem flache Gewässer, deren Temperatur der Insolation in hohem Grade parallel geht, bei mangelnder Berücksichtigung der Perioden mit kalten Nächten im Frühjahr und Frühsommer z. B. erheblich geringere Schwankungen in der Temperaturkurve aufweisen dürften, als dies der Fall sein wird, wenn man der Kurve die wahren Tagesdurchschnittswerte zugrunde legt.

Bei der Bearbeitung unserer Resultate nun, die natürlich zuerst unter dem Gesichtspunkt der Einwirkung der verschiedenen angewendeten Düngermineralien erfolgte, ergab sich die Notwendigkeit, auch die jeweiligen Temperaturverhältnisse der Versuchsjahre auf die Organismenproduktion festzustellen. Wir konstruierten daher zunächst die Rohvolumenkurve des gesamten Netzplanctons zusammen mit der Temperaturkurve für jeden einzelnen Teich, um vor allem, entsprechend den SCHÄDEL'schen Untersuchungen, die zeitliche Grenze der Beeinflußbarkeit des Netzplanctons in seiner Mengenentwicklung mit Bezug auf die Temperaturschwankungen festzustellen. Ich gebe die Ergebnisse dieser Versuchsreihe in den Darstellungen auf Taf. 4 Fig. 15 graphisch wieder. Das von uns angewandte Darstellungsverfahren weicht insofern von dem üblichen ein wenig ab, als ich die Bezirke niederer Temperaturen im ganzen durch breite schraffierte Balken gegenüber den Zeitabschnitten mit höheren Durchschnittswerten der Temperatur gekennzeichnet habe, mit allmählichem Übergang zwischen beiden Bezirken. Diese Darstellung gibt, glaube ich, ein einleuchtenderes und zutreffenderes Bild der gegenseitigen Beziehungen, als wenn man die bloßen Kurven über dieselbe Abszissenachse zeichnet, wie es gewöhnlich geschieht. Alle derartigen Darstellungen haben ja überhaupt das Mißliche, daß man allzu leicht dazu verführt wird, die Lage der Maximal- und Minimalpunkte durch den Kurvenverlauf als bestimmt zu betrachten, während sie doch innerhalb der Grenzen dreier Untersuchungsdaten lediglich durch den Termin der mittleren Untersuchung in ihrem Abstand von der Ordinatenachse bedingt werden. Haben wir also bei einer regelmäßigen Untersuchung im Abstand von 8 Tagen etwa ein Maximum am 8. Mai konstruiert, so kann selbstverständlich das wahre Maximum auch in der ganzen Zeit zwischen dem 2. und 14. irgendeinmal vorübergegangen sein. Nun sind aber 14 Tage im Sommer und in

flachen Gewässern ein ziemlich langer Termin, innerhalb dessen beträchtliche Temperaturschwankungen vor sich gehen können. Machen wir die Temperaturaufnahmen, wie es Schädel getan hat, jedesmal gleichzeitig mit der Planctonfischerei, so gilt das oben Gesagte natürlich allgemein von der Lage der Temperaturmaxima und -minima, d. h. innerhalb der zeitlichen Differenz dreier Untersuchungstermine können die Maxima an jedem Punkt liegen, und ihre wahre gegenseitige Lage ist gänzlich unbestimmbar. Wird die Temperatur dagegen täglich gemessen, selbst mittels Thermograph, so erhält man zwar die Lage der Temperaturgrenzpunkte mit genügender Genauigkeit, die Beziehung der konstruierten Planctonmaxima zu ihnen bleibt aber immer noch um mindestens 12 Tage ungenau, das heißt, wenn wir beispielsweise das Temperaturmaximum am 3. Mai hatten und wir erlangen konstruktiv auf Grund der 8tägigen Planctonaufnahmen ein Planctonmaximum am 8., so bleibt es durchaus zweifelhaft, ob das wahre Maximum nicht doch schon auf etwa den 4. fiel. Wenn wir daher nicht eine tägliche Untersuchung beider Werte ausführen können, und diese Arbeit dürfte nur unter ganz außergewöhnlich günstigen Umständen möglich sein, so dürfen wir uns meines Erachtens überhaupt nicht allzu pedantisch an die Lage der „Grenzpunkte" halten, sondern wir müssen eben dazu übergehen, in dem Temperaturverlauf nach dem Ausfall täglicher Messungen „Bezirke" höherer und niederer Temperaturen abzugrenzen, also wärmere und kältere Perioden. Zu diesen Temperaturbezirken können wir dann die Lage der Organismenmaxima und -minima in Beziehungen bringen, die wohl den natürlichen Bedingungen besser entsprechen und ein wahreres Bild geben als der direkte Vergleich der Abszissenabstände, der, wie wir gesehen haben, auf einer in den meisten Fällen ganz willkürlichen und zufälligen Konstruktion beruht. Ferner ist es notwendig, bei einem direkten Vergleich zweier Konstruktionen, die, wie die Temperatur- und die Organismenkurve, auf zwei ganz verschiedenen Meßmethoden beruhen, den Ordinatenmaßstab der Kurven in bezug auf die Maßeinheit wenigstens annähernd in Übereinstimmung zu bringen, damit die beiderseitigen Ausschläge auch genügend augenfällig werden. Die ungenügende Berücksichtigung dieses Moments hat es z. B. mit sich gebracht, daß die Temperaturkurve in Dieffenbach's Zeichnungen nur unter großen Schwierigkeiten überhaupt zu diskutieren ist.

Ich will das, was ich vorhin über die Zufälligkeiten der Kurven-

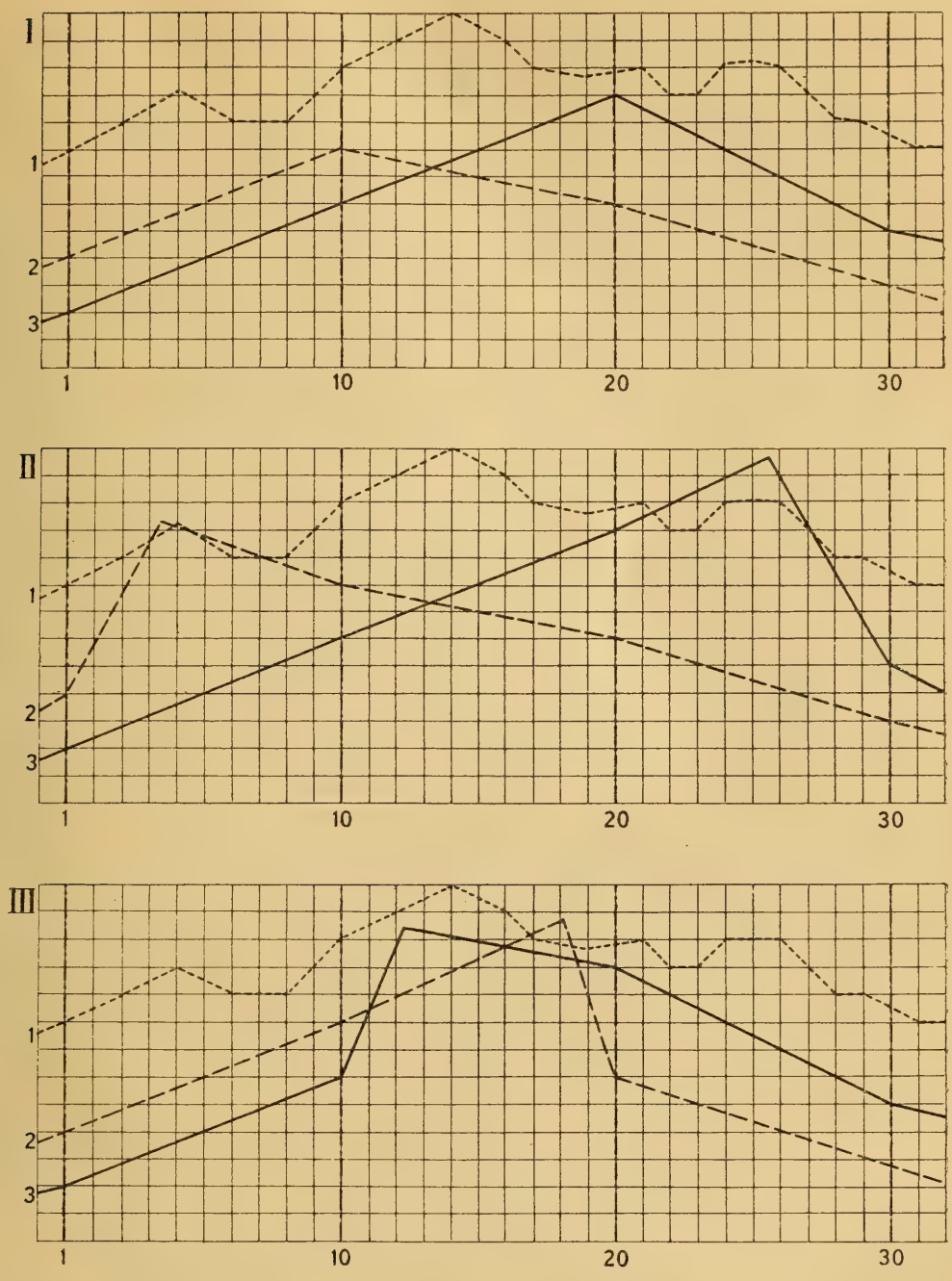


Fig. B.

I Temperatur nach täglichen Beobachtungen. *II* Nannoplancton, *III* Netzplancton nach 10tägigen Beobachtungen.

konstruktion nach dem Stichprobenverfahren sagte, noch kurz an einem praktischen Beispiel erläutern und verweise dazu auf Fig. B. Nehmen wir einen Teil einer beliebigen kurvenmäßigen Darstellung der Temperaturhöhe, der Quantität des Nannoplanctons und des

Netzplanctons an, der sich über einen Monat, etwa Mai, hinweg erstreckte. Die Kurven liegen über derselben Abszissenachse, die Kurve *1* bedeutet die Temperaturhöhe, *2* und *3* die beiden Planctongruppen. Die Temperaturkurve sei auf Grund von Tagesbeobachtungen konstruiert, für die anderen Kurven seien 10tägige Intervalle, wie sie z. B. von Schädel im allgemeinen angewendet wurden, maßgebend. Dann würde unsere tatsächliche Darstellung uns das Bild ergeben, wie es uns Fig. B *I* zeigt, d. h. wir würden für den 10. Mai ein Maximum des Nannoplanctons, für den 20. Mai eins des Netzplanctons erhalten, und ein Temperatureinfluß ließe sich überhaupt nicht nachweisen, da beide Maxima in der Nähe von sekundären Temperaturniederungen liegen.

Nun wissen wir aber aus einer großen Zahl von Beobachtungen (Schädel bestätigt es bei seinen Dinoflagellaten-Untersuchungen), daß eine Maximalentwicklung vieler Planctonten binnen wenigen Tagen ihren Gipfel überschreiten und zu einem Minimum herabsinken kann. (Schädel beobachtete bei *Ceratium* binnen 5 Tagen einen Rückgang von 1000000 auf 6110 in der Stichprobe!)

Die wahren Kurven können daher sowohl das Bild der Fig. B *II* zeigen, die Gipfelpunkte können am 4. und 26. liegen, wodurch für die Zeit vom 4.—10. und vom 20.—26. die Tendenz des Kurvenverlaufs umgekehrt wird, oder aber sie können in Wahrheit das Bild von Fig. B *III* zeigen, d. h. die Maximalentwicklung des Netzplanctons kann tatsächlich derjenigen des Nannoplanctons sogar vorausgegangen sein. In beiden Fällen würde man außerdem ein Zusammenfallen der Maxima mit Wärmebezirken feststellen können, also unter Umständen zu einem der Fig. B *I* vollkommen entgegengesetzten Resultat kommen.

Nun bietet ja zweifellos bei längeren (Sommer- oder Jahres-) Kurven das dauernde Verhältnis beider Kurven zueinander dem geübten Bearbeiter Anhaltspunkte, aus denen er trotz dieser in der Methode begründeten Unsicherheiten zutreffende Schlußfolgerungen ziehen kann. Man muß sich aber doch stets darüber klar bleiben, wieviel man mit der Stichprobenmethode und den darauf beruhenden Darstellungen wirklich mit gutem Gewissen beweisen kann. Wenn z. B. so weitgehende Schlußfolgerungen gezogen werden wie diejenige, daß die Konsumentenmaxima stets den Produzentenhöhepunkten folgen und daß die Abnahme der Produzenten stets auf die zunehmende Vermehrungstätigkeit der Konsumenten und deren infolgedessen höheren Nahrungsverbrauch zurückzuführen sei, so mag

sich natürlich der Vorgang vielleicht wirklich so abspielen, ein Beweis dafür ist aber ein entsprechendes Verhalten der auf 8- oder 10tägigen Stichprobenintervallen beruhenden Kurven tatsächlich keineswegs, denn es liegt die Möglichkeit jedenfalls vor, daß trotz des scheinbar eindeutigen Bildes die Maximalpunkte beider Kurven in Wirklichkeit zusammenfallen und daß der Entwicklungsverlauf beider Organismengruppen gemeinsam von einem dritten Faktor abhängt.

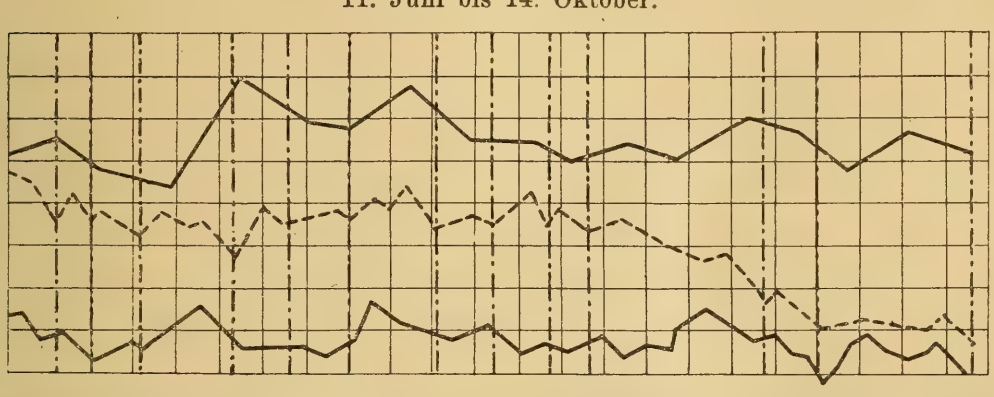


Fig. C. Kurven nach Dieffenbach, oben Netzplancton, unten Zentrifugenplancton, in der Mitte Temperaturkurve mit verdreifachten Ausschlägen.

Für die oben erwähnte Notwendigkeit, die Temperaturkurve durch ein genügendes Ausmaß des Ordinatenmaßstabes überhaupt erörterungsfähig zu gestalten, bietet übrigens Dieffenbach's eigene Darstellung, wie schon bemerkt, ein Beispiel. Ich habe auf Fig. C versucht, in einer der Darstellungen dieses Autors seine Temperaturkurve in verdreifachtem Maßstab einzuzeichnen, indem ich sie zugleich der besseren Vergleichbarkeit halber zwischen die Kurven des Netzplanctons und des Nannoplanctons einschob und die hauptsächlichen Temperaturtiefen durch ·····Senkrechte markierte. Schon eine derartige rein äußerliche technische Umzeichnung läßt nun meines Erachtens erkennen, daß jedenfalls von einer gänzlichen Zusammenhanglosigkeit der Temperaturschwankungen mit der Organismenentwicklung nicht mit Recht gesprochen werden kann, wenigstens was diese Darstellung anbelangt. Denn es scheint mir doch, daß die Kurve der Nannoplanctonten mindestens in ihrem ersten und letzten Drittel eine immerhin bemerkenswerte Parallelität zu den Temperaturveränderungen aufweist, während die vier mittleren Maxima des Netzplanctons deutliche Beziehungen zu den entsprechenden Temperaturhöhepunkten erkennen lassen. Es ist in bezug

auf später noch zu erörternde Verhältnisse übrigens bemerkenswert, daß sich diese Erscheinung gerade bei dem kleinsten der von Dieffenbach untersuchten Gewässer beobachten läßt, doch soll hier zunächst nur auf die oben erörterte technische Notwendigkeit in der graphischen Darstellung hingewiesen werden.

Was nun unsere eigene Darstellung anbetrifft, so ist es notwendig, zunächst auf den biologischen Charakter der Versuchsteiche mit einigen Worten zurückzukommen, um aus diesem heraus gewisse Besonderheiten unserer Befunde verständlich zu machen.

Wie aus dem Plan der Anlage auf Taf. 5 Fig. 16 ersichtlich, bilden die Sachsenhausener Versuchsteiche langgestreckte rechteckige Becken, von etwa 10—15 m Breite und 150—180 m Länge, die vollständig frei und unbeschattet auf einem ehemaligen Wiesenstreifen zwischen der Havel und dem Oranienburger Kanal gelegen sind. Ihre Tiefe beträgt am Einlauf, der an einer Schmalseite gelegen ist, 20—30 cm, wächst ganz allmählich und fällt von der Mitte an zu einer Tiefe von 1 m bis höchstens 1,50 m in den tiefsten Teichen ab. Im Jahre 1915, auf das sich unsere Abbildungen beziehen, hatte die Pflanzenwelt der Becken bereits den Charakter einer ziemlich ausgesprochenen Teichflora angenommen. Die obere Hälfte wies bereits einen so starken Gelegewuchs, vor allem Glyceria, Polygonum, Alisma, sowie Algenrasen und Lemnadecken auf, daß von der Ausbildung eines echten Planctons hier nur noch in beschränktem Maße die Rede sein konnte. Zwar finden sich in den hier entnommenen Proben sämtliche Vertreter der echten Planctonten, denen wir auch im tieferen Wasser begegnen, aber der ökologische Kreis ist nicht in sich geschlossen, sondern zeigt sich so stark mit Grenzformen, Angehörigen des echten Litorals und Fauna der Pflanzendickichte und Algenwatten sowie des Flachwassers, durchsetzt, daß diese Zone der Teiche für eine Beurteilung rein planctologischer Fragen ausgeschieden werden muß. Die hier gewonnenen Ergebnisse sind höchstens in gewissen Fällen vergleichsweise kritisch zu berücksichtigen, wobei ihre Bedeutung für jeden Spezialfall gesondert zu diskutieren ist.

Anders liegen die Verhältnisse in den unteren Regionen der Teiche, etwa von der Mitte ihrer Länge an, vor allem aber im unteren Drittel, an dessen oberer Grenze gewöhnlich unsere Aufnahmen dieses Teils gemacht wurden. Hier finden wir eine wirklich freie Wasserfläche von genügender Größe, zwar umgeben von einem Kranze ziemlich dichter Vegetation an den Ufern und über

einem stellenweise mit Krautwiesen (Potamogeton) bestandenen Boden, aber dennoch durchschnittlich genügend tief, um eine wirkliche Schwebewelt als Lebensgemeinschaft entstehen zu lassen. Die Artenliste der hier erzielten Planctonfänge zeigt in ihrer Zusammensetzung das typische Bild des Limnoplanctons flacher Gewässer, wobei wir von der etwas umstrittenen Bezeichnung „Heleoplancton" zunächst einmal Abstand nehmen wollen. Auch in diesen Teilen der Teiche mischte sich das Euplancton in der Tiefe und nach den Ufern zu naturgemäß mit den Boden- und Grenzformen und dem Litoralkreise, dennoch aber blieb die Sonderung der Lebensgemeinschaften eine auffallend scharfe, derart, daß wir Formen wie *Eurycercus* und *Chydorus*, die in den Pfahlkratzerproben oft einen erheblichen Bestandteil der Organismenmenge ausmachten, in den eigentlichen Planctonproben immer nur als gelegentliche Gäste nachweisen konnten.

Was die allgemeinen Temperaturverhältnisse unserer Teiche anlangt, so besteht ihr Charakteristikum entsprechend der geringen Wassertiefe darin, daß die Wassertemperatur den Schwankungen der Lufttemperatur weitgehend und in kurzem Abstande folgt. Die bei größeren Gewässern so auffallende Trägheit der Wärmebewegung des Wassers im Verhältnis zur atmosphärischen Temperatur zeigt sich fast ausgeschaltet. Hierzu kommt, daß in dem größten Teil der Gesamtteichfläche die direkte Sonnenstrahlung bis auf die Bodenschichten der Teiche wirken konnte, wodurch auch die Strahlungswärme einen erheblichen Einfluß auf die Wassertemperatur gewann. Bei einem Vergleich der Temperaturkurve des Teichwassers mit der Kurve der täglichen Sonnenscheindauer sehen wir daher eine direkte Parallelität beider mit einer ganz geringen zeitlichen Differenz der Grenzwerte. Erst im Herbst kehrt sich das Verhältnis um, da hier die Sonnentage von Winden und von kalten und klaren Nächten begleitet zu sein pflegen, wodurch ihre Durchschnittstemperatur unter diejenige der bedeckten und trüben Perioden heruntergesetzt wird, so daß jetzt die Temperatur des Wassers mit zunehmender Insolation fällt. Jedenfalls aber können wir feststellen, daß in kleinen und flachen Gewässern nach Art unserer Teiche von einer eigentlichen Sommerkonstanz der Temperatur, wie z. B. in Seen, nicht geredet werden kann, daß hier vielmehr jedem Sturz der Außentemperatur fast unmittelbar, wenigstens aber im Verlauf weniger Tage, ein rasches Absinken der gesamten Wasserwärme folgt.

Betrachten wir nun den Verlauf der Temperaturschwankungen in unserem Teichwasser im Verlauf des Sommers 1915 an der Hand unserer graphischen Darstellungen (Taf. 4 Fig. 15) im einzelnen, mit Rücksicht auf die Abgrenzung von größeren Perioden gleichartiger Temperaturverhältnisse, so sehen wir, daß sich in unserer Beobachtungszeit von Anfang April bis Ende September zunächst drei solcher Perioden abgrenzen lassen. Die erste Periode reicht vom Beginn der Untersuchung bis zum 13. Mai. Sie umfaßt einen Bezirk allmählich ansteigender Temperatur von 6—16°, unterbrochen von zwei kleineren Temperaturstürzen im Verlauf von je 3 Tagen. Vom 25. April an liegen die Temperaturen dauernd oberhalb von 11°, meist in der Nähe von 15°, überschreiten diese Grenze jedoch nur unwesentlich. Dieser ersten Wärmeperiode folgt nun in der Zeit vom 13.—23. Mai ein längerer Temperatursturz bis auf die Grenze von 11°, der seinen Höhepunkt in der Zeit zwischen dem 15. und 18. Mai erreicht. Vom 22. Mai an setzt die zweite große Wärmeperiode des Sommers ein, dadurch gekennzeichnet, daß die Durchschnittswerte dauernd über dem Maximum des vorhergehenden Bezirks bleiben und die größten Jahreshöhen erreichen. Diese Periode erstreckt sich, unverkennbar abzugrenzen, bis 13. Juli. Sie findet ihr Ende in einem jähen Temperatursturz, der sich in 7 Tagen von 23° bis auf 13° bewegt und mit einem Durchschnittswert von etwa 16° fast volle 2 Wochen andauert. Unterbrochen wird die Hauptwärmeperiode des Sommers von zwei sekundären Temperaturminima, dem einen mit einem Durchschnittswert von 17°, einem Minimalpunkt von 15,5° und einer Dauer von 5 Tagen in der Zeit vom 29. Mai bis zum 5. Juni, und einem zweiten, etwas ausgedehnteren, von Mitte Juni bis etwa zum 24., dessen Durchschnittstemperatur aber immerhin noch 18° beträgt. Von dem großen Juliminimum an setzt nun unterhalb eines Durchschnitts von etwa 17,5° eine lange Periode allmählich absteigender Wassertemperaturen ein, mit zahlreichen, zeitlich ganz kurz beschränkten Schwankungen von geringem Ausschlage, die selten mehr als 3° betragen. Dieser Bezirk erstreckt sich etwa bis zum 17. September. Er wird durch ein deutlich erkennbares sekundäres Minimum in der zweiten Augusthälfte unterbrochen, das eine Teilperiode auch insofern einleitet, als von diesem Zeitpunkte an die Durchschnittstemperaturen endgültig unter 14° sinken.

Seinen Abschluß findet dieser Bezirk in einem plötzlichen Absinken der Temperatur von 14 auf 9° innerhalb von 4 Tagen und

einem folgenden Verharren auf einem Durchschnittswert von 10° womit die Verhältnisse des Vorfrühlings wieder erreicht sind.

Wir konnten also, um es nochmals zusammenfassend zu wiederholen, im Verlauf der wärmeren Jahreshälfte 1915 an unserem Beobachtungsort drei Temperaturperioden unterscheiden: 1. Die Frühjahrsperiode, Anfang April bis Mitte Mai, ruckweise ansteigende Temperaturen, Durchschnittswert 12,5, Maximum 16,5, Minimum 6°. 2. Die Sommerperiode, von Ende Mai bis Mitte Juli, hohe Durchschnittstemperatur mit extremen Wärmetagen, Durchschnitt 19°, Maximum 22,5, Minimum 15,5°. 3. Die Hochsommerperiode, von Ende Juli bis Mitte September, konstant abnehmende Temperaturen mit kurzfristigen, nicht sehr intensiven Schwankungen. Durchschnitt 15°, Maximum 18,5, Minimum 12,5°. Die anschließende Herbstperiode mit Durchschnittstemperaturen unterhalb 10° ist in unsere Kurve nicht mehr mit aufgenommen. Getrennt werden diese Bezirke durch zwei ausgesprochene Temperaturstürze, deren erster in die zweite Hälfte des Mai fällt, während der andere sich in der zweiten Julihälfte findet. Außerdem sind in der Sommerperiode zwei sekundäre Minima festzustellen, deren Lage wohl mehr zufällig sein dürfte, während die Hochsommerperiode durch das Mitte August eintretende plötzliche Absinken der Durchschnittstemperaturen unter 15° ziemlich scharf in zwei charakteristische Epochen geteilt wird. Im Gesamtverlauf der Jahreshälfte konnten wir also mit Einschluß des abschließenden Herbstminimums 6 ausgesprochene Temperatursenkungen festlegen, denen 6 ausgedehntere Bezirke relativ höherer Temperaturen entsprachen. Die Dauer dieser Perioden entspricht mindestens einer Woche, meist, besonders bei den Wärmeperioden, einer längeren Zeit, die Temperaturdifferenz ist im Durchschnitt mindestens je 5°.

Betrachten wir nun mit Bezug auf diesen Verlauf der Temperaturkurve zunächst das Verhalten des Netzplancton-Rohvolumens.

Wir hatten im Sommer 1915 im ganzen 19 Teiche in die Versuchsreihe eingestellt, aus denen die Planctonproben in der oben beschriebenen Art in Abständen von 8 zu 8 Tagen entnommen wurden.

Um ein übersichtliches Vergleichsbild zu erzielen, habe ich die 19 resultierenden Kurven in angemessenen Abständen unter die Temperaturkurve gezeichnet und die Temperaturschwankungen in der oben schon angedeuteten Weise durch senkrecht über das Blatt verlaufende Schraffurenstreifen derart angedeutet, daß die Temperatur-

„höhen“ durch rote, die „Tiefen“ durch schwarze Schraffuren bezeichnet sind. Die Kurven beziehen sich ausschließlich auf das untere tiefe Drittel der Teiche, wo also, wie vorhin erörtert, das Plancton eine geschlossene Lebensgemeinschaft unter ausreichend günstigen Bedingungen zu bilden imstande war. Das Gesamtergebnis war im Hinblick auf die Befunde von Dieffenbach, Colditz und Schädel für mich ein zunächst recht überraschendes. Es zeigte sich nämlich, daß, entgegen meinen Erwartungen, in unseren sämtlichen Teichen die Mengenschwankungen des Netzplanctons dem Volumen nach von der Temperaturkurve ganz auffällig beeinflußt wurden, und zwar nicht etwa nur im Frühling, sondern auch den Sommer hindurch.

Eine kurze Tabelle mag diese Verhältnisse veranschaulichen. Bezeichnen wir die sechs Temperaturstürze des Sommers 1915 mit römischen Zahlen, und vergleichen wir dann, wieviele von unseren 19 Teichen auf das Absinken der Temperatur jedesmal mit einer deutlich erkennbaren, auffallenden Verminderung ihrer Netzplanctonmenge reagieren, so kommen wir zu folgender Aufstellung:

I	II	III	IV	V	VI
(Mitte Mai)	(Anf. Juni)	(Mitte Juni)	(Mitte Juli)	(Ende Aug.)	(Ende Sept.)
15	16	19	17	17	15
in % aller Fälle:					
78,9	84,2	100	89,4	89,4	78,9

Wenden wir das gleiche Verfahren auf die Temperaturhöheperioden an, so zeigt sich ein entsprechendes Ansteigen der Netzplanctonmenge bis zu einem Maximalwert wie folgt:

I	II	III	IV	V	VI
16	18	16	18	18	14
84,2	94,7	84,2	94,7	94,7	73,6

Selbst auf das ganz kurze sekundäre Maximum, das gegen Ende August die zweite Hochsommerperiode noch einmal vorübergehend unterbricht, reagiert das Plancton in 10 Teichen, also überwiegend, deutlich mit einer Quantitätsvermehrung. Wir müssen also als feststehend betrachten, daß in unseren Teichen, und zwar in allen 19, eine Periode erhöhter Temperatur fast ausnahmslos von einer Zunahme, ein Absinken der Temperatur von einer Verminderung der Gesamtmenge des Netzplanctons begleitet wird. Diskutieren wir die

Gestaltung der Kurven im einzelnen, so finden wir, daß die Teiche sich zu der aufgestellten Regel je nach ihren Sonderbedingungen etwas verschieden verhalten. Streng genommen, gibt ja die aufgezeichnete Temperaturkurve nur für den Teich, in dessen Wasser sie gemessen wurde, die wahren Verhältnisse an, also in unserem Falle für Teich 2.

Freilich konnte sie für die 18 anderen Teiche im großen ganzen ebenfalls als zutreffend angenommen werden, da ja die Bedingungen künstlich weitgehend gleichgestellt worden waren. Dennoch bemerken wir bei den mittleren Teichen teilweise eine scheinbare Verschiebung der Maxima nach rechts, die ihre Ursache wohl darin hat, daß diese Becken, infolge ihrer etwas größeren Wassertiefe, sich langsamer erwärmten und abkühlten als die anderen und ihre Temperaturkurve der Lufttemperatur daher tatsächlich in etwas größerem Abstande folgte als die für Teich 2 aufgenommene. Betrachten wir die Reihenfolge der absoluten Werte, so sehen wir, daß ziemlich allgemein die Hauptentwicklung des Planctons in die Zeit von Mitte Mai bis Ende Juli fällt, also im wesentlichen die Hauptwärmeperiode des Sommers begleitet. Nur wenige Teiche, bemerkenswerterweise gerade diejenigen mit der durchschnittlich stärksten Planctonentwicklung, in denen also das Plancton insgesamt die günstigsten Lebensbedingungen gefunden hat, reagieren auch noch auf das breite Temperaturmaximum der ersten Augusthälfte mit einer beträchtlichen Mengenvermehrung des Netzplanctons, während die ausgesprochen „schlechten“ Teiche, wie 18—21 z. B., von der Mitte des Sommers an nur noch eine sehr geringe Beeinflussung erkennen lassen.

Überhaupt läßt sich, wenn wir die Gesamterträge der Teiche, also die Jahresproduktion an Netzplancton, zum Vergleich benutzen, ganz allgemein deutlich erkennen, daß die Übereinstimmung der Mengenschwankungen des Netzplanctons mit der Temperaturkurve um so größer ist, je höher der Teich in der Ertragsreihe steht. Die Teiche 2, 3, und 9—15, vor allem 11, 13 und 14, deren Kurve auf jedes, selbst sekundäre Maximum und Minimum der Temperatur prompt reagiert, waren gleichzeitig auch allgemein physiologisch unsere „besten“ Teiche, d. h. offenbar diejenigen Becken, die den regsten Stoffwechselvorgang zeigten und deren Produktionsintensität gegenüber den anderen auf einer besonders hohen Stufe stand. Die beiden auffälligen Maxima in Teich 12 und 15 verdanken, wie hier schon erwähnt werden mag, ihren Ursprung einer spontanen Massen-

entwicklung von *Volvox globator*, einem Organismus, der in den anderen Teichen entweder ganz fehlte oder nur sporadisch auftrat, so daß diese beiden Maxima aus einem generellen Vergleich jedenfalls ausscheiden müssen. Zum Belege der eben erwähnten Beziehungen verweise ich auf eine graphische Darstellung in meiner Arbeit Lit. 12, p. 478—479, welche die Daten für Düngung, also Verhältnis der Elementarnährstoffe, Plancton-Gesamtproduktion, ferner Produktion an Ufer- und Bodenfauna und an Fischfleisch zusammenstellt. Die erläuterte Übereinstimmung tritt bei einem Vergleich mit Taf. 4 klar zutage.

Es wäre nun noch die Frage zu behandeln, inwieweit die einzelnen Komponenten des Netzplanctons an dem geschilderten Verhalten der Gesamtkurve beteiligt sind. Wie die Faunenliste und die allgemeine Zusammensetzung unserer Fänge zeigte, treten die pflanzlichen Netzplanctonten gegenüber den tierischen Organismen in unseren Teichen ziemlich zurück. Von einiger Bedeutung im Bilde der Fänge sind überhaupt nur die Diatomeen der Gattungen Melosira und Fragillaria und in einigen wenigen Teichen die Gattungen *Volvox globator* und *V. aureus*. Zu einer Wasserblüte durch echte Planctonalgen kam es in den Jahren 1914 und 1915 überhaupt nicht, obwohl kleine Bestände von Anabaena spiroides und Polycystis ständig nachweisbar waren. Erst im Jahre 1916 trat eine vorübergehende Massenentwicklung von Anabaena spiroides in einem einzigen Teiche auf, die dort das Wasser grün färbte, während die unmittelbar benachbarten Becken völlig frei von der Alge blieben. In Fig. 17 u. 18 auf Taf. 3 haben wir eine vollständige Trennung der tierischen von den pflanzlichen Netzplanctonten nach Individuenzahlen durchgeführt, bezogen auf diejenigen 7 Teiche, für die eine Auszählung der gesamten Fänge vorgenommen worden ist.

Diese Darstellung, in der die Werte für die oberen flachen und die unteren tiefen Drittel der Teiche getrennt behandelt worden sind, ist an und für sich sehr lehrreich, da sie in klarster Weise zeigt, wie sehr auf unserem Versuchsgelände das gegenseitige Mengenverhältnis der beiden Komponentengruppen von dem topographisch-hydrographischen Faktor abhängt. Während in den flachen, pflanzenreichen, oberen Teilen der Teiche, vom Charakter eines stark durchwärmten Sumpfes, die Diatomeenflora durchaus dominiert (von einem wahren „Phytoplancton“ kann hier eigentlich nicht mehr gesprochen werden), treten die Phytoplanctonten sofort zurück, sobald die Teiche sich dem Bilde freierer Wasserflächen mit etwas größerer Tiefe

nähern. Bei den im ganzen etwas tieferen Teichen 11 und 13 tritt dies bereits in den Kurven des oberen Drittels zutage, während es im unteren Drittel bei sämtlichen Becken zum charakteristischen Verhältnis wird.

Vergleichen wir nun die Beziehungen der zeitlichen relativen Werte im Bilde beider Kurven, so sehen wir, daß von einer generellen Übereinstimmung der Maxima und Minima beider, wie wir es für die Temperatur und Rohvolumenkurve feststellen konnten, hier nicht die Rede sein kann. Wohl aber finden wir eine solche, ziemlich weitgehende Übereinstimmung bei einzelnen Teichen, und zwar sind es bemerkenswerterweise wieder diejenigen Teiche, die nach Nährstoffgehalt und Produktion als die besten bezeichnet werden müssen, nämlich 11 und 13, also die Teiche mit intensivstem Stoffumsatz und günstigsten Lebensbedingungen.

Die gleiche Erscheinung, daß nämlich die pflanzlichen Bestandteile um so stärker überwiegen, je flacher, Sumpftümpel-ähnlicher die Fangstelle ist, tritt uns auch in einer Reihe von Darstellungen entgegen, in denen nach einer besonderen Berechnungsmethode das Rohvolumen der 5 Hauptgruppen in den ausgezählten Fängen von unserer planctologischen Mitarbeiterin berechnet worden ist. Soweit sich diese Darstellungen auf die unteren Teile der Teiche, also die Lebensbezirke einer echt planctonischen Gemeinschaft, beziehen, belehren sie uns gleichzeitig darüber, daß dieses Plancton mit Ausnahme der Periode April—Mai, wo die Rotatorien ein stärkeres Kontingent stellen, und mit weiterer Ausnahme der verhältnismäßig kurzen Periode, in denen wir in den Teichen 9, 11, 13 und 15 eine Massenentwicklung von Volvocineen beobachten können, quantitativ so gut wie völlig von den niederen Krebsen, Copepoden und Cladoceren, beherrscht wird, wobei die Copepoden den Hauptteil des Volumens einnehmen (vgl. Fig. 19 Taf. 3).

Da also das Volumen des Gesamtplanctons vorwiegend von diesen beiden Gruppen gebildet erscheint, so ist offenbar auch die festgestellte Wechselbeziehung zur Temperaturkurve wesentlich von dem Verhalten dieser beiden Komponenten des Gesamtplanctons abhängig.

Um die Rolle klarzustellen, welche die einzelnen Gattungen und Arten unseres Bestandes dabei spielen, hat meine Frau auf Grund der ausgezählten Werte aus den 7 Musterteichen die Kurven für Individuenzahlen konstruiert, und wir haben dann auf den Vergleichsplänen die Bezirke niederer Temperatur ebenso wie in

Fig. 15 auf Taf. 4 hierzu in der Form durchgehender schwarzer Schraffuren eingetragen.

Übersehen wir die Reihe dieser Darstellungen in der Gruppe der Cladoceren, so finden wir bei der dominierenden *Bosmina longirostris*-Form in den beiden Hauptvermehrungsperioden eine ziemlich gut ausgeprägte Reaktion (Taf. 1 Fig. 3, 4). Die beiden Wärmebezirke zu Anfang und Ende Mai lösen durchgehends eine Bestandesvermehrung aus, ebenso die Erwärmung nach dem Juliabsturz. Das Eintreten des Augustminimums wird, außer in Teich 8 und 15, wo die Beziehungen zweifelhaft bleiben, mit einem Absinken der Individuenmenge beantwortet. Eine noch bedeutend klarere Relation finden wir bei *Sida crystallina* und *Diaphanosoma brachyurum* (Taf. 2, 3 Fig. 10, 11). Die sehr starken Schwankungen im Bestande dieser Formen werden vor allem von den Temperatur s t ü r z e n beeinflußt, und der Verlauf der Kurven folgt sogar den sekundären Temperaturminima in zum Teil ganz auffälliger Weise. *Daphne longispina* (Taf. 3 Fig. 12) zeigt, entsprechend ihrem mehr sporadischen Auftreten, ein im ganzen unregelmäßiges Bild. Dennoch ist auch hier, vor allem in den Teichen, die überhaupt einen dauernd erheblicheren Bestand aufweisen, wie 9, 11 und 13, eine Beziehung unverkennbar. Das gleiche gilt für *Ceriodaphnia pulchella*, mit Ausnahme allerdings von Teich 18, dessen Hauptmaximum in das Temperaturteilminimum des Juni fällt (Taf. 3 Fig. 13).

Keine gute Wechselbeziehung zeigt eigentlich nur die Kurve von *Polyphemus pediculus* (Taf. 3 Fig. 14). Zwar fallen auch hier die Maxima überwiegend in die Wärmeperioden, doch vollzieht sich die Mengenzunahme mehrfach kontinuierlich, ohne durch Temperaturstürze unterbrochen zu werden. Auch ist übrigens gerade diese Form kein echter Planctont und fällt in ihrem biologischen Charakter ziemlich erheblich aus dem Gesamtbilde der Gruppe heraus.

Betrachten wir nunmehr die entsprechenden Beziehungen in der Gruppe der Copepoden. In der hierfür gegebenen Darstellung (Taf. 1, 2 Fig. 5, 6) sind die Diaptomiden und Cyclopiden getrennt und außerdem die Nauplienformen gesondert eingezeichnet worden. Gerade die Nauplienkurve ist für die Beurteilung des Temperaturproblems sehr wesentlich, da sie ja den zweifellos zuverlässigsten Maßstab für die Intensität der Vermehrung abgibt. Es ergibt sich nun ohne weiteres, daß die Reaktion unserer Copepoden auf die Wärme- und Kältebezirke eine noch erheblich mehr ins Auge fallende ist als diejenige der Cladoceren-Gattungen. Unterstrichen wird dieses Resultat in der kurvenmäßigen Darstellung bei diesen Formen vor

allem durch die ständigen, sehr erheblichen Schwankungen, welche die Werte im Bestande dieser Gruppe dauernd aufweisen. Wenn aber von 118 deutlichen Entwicklungsmaxima, die in den 7 Musterteichen an den 3 Kurven insgesamt festzustellen sind, nicht weniger als 99, selbst bei vorsichtigster Betrachtung, eine unverkennbare Beziehung zu einem „Wärmebezirk" erkennen lassen, so dürfte das für die generelle Existenz einer solchen Beziehung wohl als ausreichender Beleg anzusehen sein.

Berücksichtigen wir zum Schluß noch die Kurvenbilder für *Anuraea*, also diejenige Gruppe, deren Untersuchung durch die Schüler Woltereck's ja wesentlich das Problem überhaupt aufgerollt hat, so finden wir hier die Ergebnisse der früheren Autoren allerdings insoweit bestätigt, als die Wechselbeziehung des Individuenbestandes zu den Temperaturbezirken auch in unseren Teichen eine zumindest recht schwankende genannt werden muß (Taf. 2 Fig. 8, 9). Teichen, die eine vollkommene Korrelation aufweisen, wie 6 und 7, und solchen, bei denen eine gewisse Beziehung immerhin noch unverkennbar ist, wie 11, 13 und 15, steht Teich 9 und gewisse Bezirke der Kurve von 18 gegenüber, wo scheinbar eine direkte Umkehrung des Verhältnisses stattfindet. Außerdem haben wir gegenüber von Becken, die das normale Frühjahrsmaximum zeigen (6 und 7), solche, bei denen die Hauptmengenentwicklung erst im August (11 und 15) oder sogar erst im September (13) einsetzt. 18 zeigt dagegen außer dem normalen Frühjahrshöhepunkt ein scheinbar unmotiviertes ganz exorbitantes Maximum im Juni und Andeutungen eines zweiten gegen Ende September, fällt also aus der Reihe überhaupt heraus.

Endlich haben wir versucht, als Repräsentanten des pflanzlichen Netzplanctons die Diatomeen der Gattungen Melosira und Fragillaria sowie die Volvocineen in ähnlicher Weise darzustellen mit der Modifikation, daß wir unter Berücksichtigung der Assimilationstätigkeit dieser chlorophyllführenden Organismen und des Verhältnisses ihrer Stoffwechselprozesse zur Belichtung nicht die Temperaturperioden, sondern die Bezirke größter konstanter Sonnenscheindauer zum Vergleich herangezogen haben, die übrigens, wie wir oben sahen, mit den Temperaturperioden während der eigentlichen Sommerzeit weitgehend übereinstimmen.

Das Ergebnis ist bei der Melosira-Fragillaria-Kurve (Taf. 1 Fig. 1, 2) ein ziemlich negatives, wie überhaupt diese Diatomeen im geraden Gegensatz zu den tierischen Netzplanctonten in unseren Teichen die ihnen offenbar zusagenden Lebensbedingungen nicht im unteren Teil, der

eigentlichen Planctonregion, finden, sondern in den flachen Bezirken in der Nähe des Einlaufs, wo sie von Anfang Juli an starke Massenentwicklungen zeigen, doch ist auch dort die Abhängigkeit von den Sonnenscheinperioden nicht eindeutig festzustellen.

Etwas besser reagieren die Volvocineen (Taf. 2 Fig. 7). Dennoch bleiben auch hier die Beziehungen unsicher und lassen jedenfalls eine Gesetzmäßigkeit der Art, wie wir sie z. B. bei den Copepoden feststellen können, nicht erkennen. Die Volvocineen müssen wohl überhaupt im Bilde des Stoffwechsels kleinerer Gewässer gesondert betrachtet werden, wenigstens spricht eine Beobachtung dafür, die wir während der Zeit größter Entwicklung dieser Organismen in unseren Teichen wiederholt anstellen konnten.

Es zeigte sich nämlich, daß in den Teichen, in denen das Wasser durch *Volvox* grün gefärbt war, im Vergleich zu den von *Volvox* leeren Becken dennoch über Tags kein größerer Sauerstoffgehalt des Wassers nachgewiesen werden konnte, wie dies bei einer Grünalgenwasserblüte während des Höhepunkts der Fall zu sein pflegt. Es scheint demnach, als ob *Volvox* trotz seiner Chlorophyllbestandteile im Stoffwechsel nicht die Rolle eines rein pflanzlichen Organismus spielt. Jedenfalls ließen sich die Beziehungen pflanzlicher Netzplanctonten zu Temperatur und Belichtung an der Hand unseres Materials bei der geringen Rolle, die den betreffenden Organismen im Lebenshaushalt unserer Teiche offenbar zufiel, nicht mit genügender Sicherheit klarstellen.

Fassen wir das positive Gesamtergebnis unserer Beobachtungen nochmals zusammen, so werden wir aber jedenfalls folgende Sätze unserer weiteren Betrachtung zugrunde legen können:

1. In den 19, je $^1/_4$ ha großen Teichen unserer Versuchsreihe besteht eine deutliche Wechselbeziehung zwischen Temperaturhöhe und Mengenentwicklung des Netzplanctons während des ganzen Sommers von April bis September.

2. Diese Wechselbeziehung ist, gemessen an der absoluten Höhe der Schwankungen in der Planctonproduktion, in der ersten Hälfte des Sommers (bis Ende Juli) augenfälliger als im Hochsommer und Herbst (bis Ende September).

3. Die Übereinstimmung zwischen beiden Größen ist um so prägnanter, je produktiver ein Teich ist, gemessen an der absoluten Höhe der durchschnittlichen Planctonerzeugung.

4. Die Übereinstimmung wird hervorgerufen in erster Linie durch das Verhalten der Copepoden und des größten Teils der

Cladoceren, in erheblich geringerem Maße durch die Rotatorien. In der Gruppe des untersuchten pflanzlichen Netzplanctons lassen sich Wechselbeziehungen zum Temperaturfaktor nicht mit Sicherheit nachweisen.

5. Eine Wechselbeziehung zwischen der Mengenentwicklung pflanzlicher und tierischer Netzplanctonten ist nur in den stark „produktiven" Teichen zu beobachten.

Es handelt sich, diesen Ergebnissen gegenüber, nun darum, festzustellen, wie sich die bisher in der wissenschaftlichen Literatur niedergelegten Forschungsresultate in ihrer theoretischen Deutung damit vereinigen lassen. Es ist dabei naturgemäß zuerst die Frage nach der Ernährung unserer Sachsenhausener Netzplanctonten überhaupt aufzuwerfen, da es naheliegt, im Sinne Schädel's an eine mittelbare Temperatureinwirkung auf dem Umwege über die „Produzenten", die gefressenen pflanzlichen Nannoplanctonten, zu denken. Leider haben wir quantitative Paralleluntersuchungen des Nannoplanctons in dem Jahre 1915 nicht ausführen können. Die Arbeitskräfte reichten dazu nicht aus, da die Gesamtaufnahme und Bearbeitung des biologischen Materials von nur zwei wissenschaftlichen Kräften durchgeführt werden mußte. Auch bildeten die Untersuchungen über Temperatur und Ernährung ja zunächst nur ein Nebengebiet unserer Versuchsreihen. Immerhin haben wir, angeregt durch die gewonnenen Resultate, im Jahre 1917 versucht, auch das Nannoplancton in einer Reihe von Teichen in den Kreis unserer Untersuchungen zu ziehen. Hierbei zeigte es sich jedoch, daß der Bestand an pflanzlichen Nannoplanctonten in unseren Teichen sowohl nach Artenzahl wie nach Menge ein äußerst spärlicher war. Andererseits zeigt uns aber der erhebliche Einfluß, den die Düngung mit Phosphorsäure, Kali und Stickstoff, also mit elementaren Pflanzennährstoffen, auf die absolute Jahresproduktion an Netzplancton gehabt hat, daß eben im ganzen doch auch eine Wechselbeziehung zwischen den „ernährenden" Organismen und der Entwicklung des Netzplanctons tatsächlich bestanden hat. Nur möchte ich nach dem allgemeinen biologischen Bild in unseren Teichen die „Produzenten" nur zum kleinsten Teil in den pflanzlichen Nannoplanctonten suchen. Berücksichtigen wir vielmehr die Tatsache, daß in unseren flachen, sehr pflanzenreichen Versuchsbecken mit ihrer ständigen starken Detritusbildung und Schlammablagerung gerade diejenigen Formen die Hauptmenge des Netzplanctons ausmachen, die nach den ziemlich übereinstimmenden Beobachtungen der verschiedenen Autoren

nicht zu den Flagellatenfressern gehören, wie die Copepoden und die bodennahen Cladocerenformen, daß sich ferner der Einfluß der Mineraldüngung in gleicher Stärke auch im Bilde der makroskopischen Ufer- und Bodenfauna äußert, so werden wir zu der Annahme geführt, daß in Gewässern vom Charakter unserer Versuchsteiche die Grundlage für die Ernährung des tierischen Netzplanctons eine andere sein müsse, als dies an denjenigen Örtlichkeiten der Fall war, wo Autoren wie Dieffenbach, Schädel und Colditz ihre Beobachtungen anstellten. Die eigentlichen Produzenten, d. h. die Hauptverwerter der mineralischen Urnahrung und die Lieferanten der geformten Nährstoffe für die tierischen Konsumenten, waren in der Periode 1914—1917 in Sachsenhausen offenbar im wesentlichen die sessilen, nichtplanctonischen Grünalgen und Diatomeen und deren Zerfallsprodukte. In meinen „Studien zur Entwicklung der Ufer- und Bodenfauna" in den Sachsenhausener Versuchsteichen habe ich es wahrscheinlich zu machen versucht, daß in Teichgewässern vom Charakter unserer Beobachtungsobjekte die Nahrung für die Ufer- und Bodenorganismen nicht, wie vielfach vorausgesetzt wird, in Sedimenten planctonischen Ursprungs besteht, sondern daß die meisten vegetabilisch sich nährenden Vertreter der höheren wirbellosen Wassertierwelt Aufwuchsfresser sind, die den frischen Algen- und Diatomeenrasen abweiden, der sich ständig über dem Grundschlamm und auf den lebenden und abgestorbenen Körpern der höheren Pflanzen ansiedelt, eine Annahme, die erst neuerdings wieder in der sorgfältigen Untersuchung Willer's über die Nahrung von *Asellus aquaticus* eine Bestätigung gefunden hat. Die Zerfallsprodukte dieses Aufwuchses, zugleich mit denen der höheren Pflanzen und Tiere und mit denen des Gesamtplanctons, bildeten nun in unseren Teichen ständig einen schwebenden Detritus, ein organisches Seston von sehr beträchtlicher Menge, und es ist in Anbetracht der notorischen Armut des Nannoplanctons ohne weiteres anzunehmen, daß hier der Nahrungsvorrat für die Hauptmenge unseres Crustaceenplanctons zu suchen war.

Dieses Verhältnis dürfte sich in der Natur überall da wiederholen, wo es zu einer Planctonbildung ohne das gleichzeitige Vorhandensein größerer kompakter Wassermassen kommt, d. h. wo wir ein Plancton finden, das auf kleine Bezirke innerhalb flacher, pflanzenreicher Gewässer vom Charakter der Niederungsteiche zusammengedrängt ist. Mit zunehmender horizontaler und vertikaler Ausdehnung der freien Wassermasse schwindet natürlich rein me-

chanisch die Möglichkeit einer Versorgung der Konsumenten vom Aufwuchs aus, bis endlich die Produktion naturnotwendig ebenfalls ausschließlich auf rein planctonische Organismen übergehen muß. Andererseits ist es natürlich, daß unter solchen Verhältnissen, wie wir sie aus den Sachsenhausener Teichen geschildert haben, von einer erheblichen Schwankung der Produzentenmenge nicht wohl die Rede sein kann. Zwar ist die absolute Menge der organischen Zerfallsprodukte, die den Konsumenten zur Verfügung steht, in den einzelnen Teichen eine verschiedene, je nach der (von dem Gehalt an mineralischem Nährstoff abhängigen) allgemeinen Produktivität des Wasserbeckens. Die Produktion selbst aber wird naturgemäß, wenn überhaupt, nur in zeitlich sehr weiten Grenzen und mit sehr allmählichen Übergängen schwanken, so daß man im allgemeinen voraussetzen darf, daß in solchen Gewässern den Konsumenten ein gewisser Bestand an geformter Nahrung ständig zur Verfügung steht.

Mit dieser Feststellung, die, wie ich glaube, wohl über unsere Sachsenhausener Teiche hinaus für einen großen Teil unserer teichähnlichen Niederungsgewässer gilt, kommen wir bereits zu dem entscheidenden Standpunkt der ganzen Temperatur-Ernährungsfrage gegenüber. Bevor ich aber hierauf näher eingehe, möchte ich mich noch vergleichsweise etwas genauer mit der äußerst sorgfältigen und methodischen Arbeit von Colditz über den Mansfelder See beschäftigen, damit wir außer den Schädel'schen und meinen eigenen Beobachtungen auch noch das ausreichend umfassend dargestellte biologische Bild eines größeren und tieferen Gewässers mit in die Diskussion aufnehmen können, bei dem der Autor überdies ebenfalls die Frage nach der Ernährung und dem Einfluß der Temperatur generell zu behandeln versucht hat.

Vor allem gibt Colditz, was der Dieffenbach'schen und leider auch der Schädel'schen Arbeit ziemlich mangelt, eine gründliche Besprechung der Hydrographie und Thermik seines Untersuchungsobjekts, sowie einen Aufriß der allgemeinen biologischen Konfiguration. Der Mansfelder See gehört danach zur Gruppe der temperierten Seen nach Forel. Sein thermisches Verhalten ist das eines flachen Sees, in dem sich die Temperaturschwankungen der Oberfläche schnell bis auf den Grund fortpflanzen. Colditz unterscheidet im thermischen Verhalten des Sees während des Jahres die üblichen Perioden (Frühjahrszirkulation, d. h. Erwärmung des Wassers bis auf das Frühjahrsmaximum, Februar bis Ende Mai, Sommerstagnation, direkte Schich-

tung, Ende Mai bis Ende Juli, und Herbstzirkulation, Abkühlung vom Jahresmaximum bis zur Bodentemperatur von 4° C). Die Periode der Winterstagnation schließt den Zyklus ab. Der chemische Charakter des Sees ist der eines salzhaltigen, allmählich aussüßenden Binnengewässers. Pflanzlich zeigt das Becken eine monotone Ufervegetation von Phragmites und eine entsprechend ziemlich ärmliche spezifisch litorale Fauna. Der Seegrund, schlammig-tonig, mit reichlicher Schwefelwasserstoffbildung, „bietet schlechte Lebensbedingungen für die grundbewohnenden Organismen".

Wir haben also ein Gewässer vor uns, das, wenigstens für die Verhältnisse der deutschen Tiefebene, einen etwas exzeptionellen Charakter zeigt. Dies spiegelt sich auch in der Zusammensetzung des Planctons wieder, das, neben der an sich schon ziemlich geringen Zahl von 9 Rotatorien-Arten, nur 5 Cladoceren, darunter nur 3 eigentliche Planctonformen, und 3 Copepoden aufweist. Demgegenüber steht ein Bestand von 18 Arten vorwiegend pflanzlicher Nannoplanctonten. Der Individuenzahl nach ist das Zentrifugenplancton sehr reich, das Netzplancton entspricht etwa den Durchschnittswerten unserer flachen Binnengewässer. Über den Umfang, in dem das Zentrifugenplancton seinem Artenbestand nach zur Ernährung von den Netzplanctonten verwendet wird, hat Colditz sich durch direkte Untersuchung des Darminhalts der betreffenden Formen ebenfalls Klarheit zu verschaffen versucht. Er kommt dabei zu dem Ergebnis, daß für die Ernährung der Konsumenten lediglich die kleinsten Formen der Nannoplanctonten in Frage kommen. Arten wie Scenedesmus, Pediastrum, Raphidium, Sphaerocystis, Staurastrum, Surirella, Rhoicosphenia und Navicula treten ihrer Größe und Gestalt halber im Darminhalt der untersuchten Tiere gegenüber den anderen Bestandteilen zurück. Der Verfasser hat nun seine zahlenmäßigen Ergebnisse übersichtlich in 3 Kurventafeln dargestellt, deren jede die Temperaturkurve und die Kurve des Z-Planctons zeigt, während als 3. Kurve je nachdem diejenige der Rotatorien, Cladoceren und Copepoden, diese letztere getrennt in erwachsene Formen und Nauplien, eingezeichnet ist. Wieder zeigt die Rotatorienkurve eine vollkommene direkte Abhängigkeit von der Mengenentwicklung der Nannoplanctonten. Die Cladocerenkurve zeigt aber meinem Empfinden nach schon keine befriedigende Übereinstimmung mehr. Colditz ist hier freilich anderer Ansicht, denn er sagt: „Eine ebensolche Abhängigkeit wurde für die Cladoceren bestätigt. Sie äußerte sich in der Weise, daß die Maxima des Z-Planctons immer denjenigen

der Cladocerenkurve vorausgingen (Zeitintervall etwa 14 Tage), wodurch bedingt wird, daß teilweise Maximum und Minimum der beiden Kurven zusammenfallen. Der hohe Stand der Cladocerenkurve im August, der in keinem wirklichen Verhältnis zu der geringen Individuendichte der Nähralgen dieser Zeit steht, und der Abfall dieser Kurve von Mitte September bis Dezember trotz reichhaltiger Cyclotellennahrung ist auf die Anwesenheit von *Diaphanosoma* zurückzuführen." Wir sehen also, daß hier von dem Autor selbst bereits eine abweichende Entwicklung des Mengenverhältnisses auf das Vorhandensein einer Form zurückgeführt wird, deren Entwicklungszyklus nach seiner eigenen Angabe (p. 564) von der Temperatur abhängig ist. Übrigens ist, was die gegenseitige Beziehung der Maximalpunkte mit 14tägigem Intervall anbetrifft, hier doch wohl die Frage zu erheben, ob nicht die Zeichnung den Autor zu jener willkürlichen Bestimmtheit verführt hat, auf deren naheliegendes Eintreten ich oben bei der Besprechung der Methodik verwies. Bei einem Untersuchungsintervall von 10 Tagen und der dadurch bedingten Festlegung von Kurvengrenzwerten innerhalb eines Raumes von 20 Tagen darf man wohl bei einer ziemlich vollkommenen Übereinstimmung der Kurven, wie bei den Rotatorien, annehmen, daß der Kurvenverlauf ein wahres Bild der zeitlichen Verhältnisse bietet, doch ist man kaum berechtigt, aus einer Abweichung der Übereinstimmung in zeitlich geringen Grenzen allgemein bestimmte Regeln abzulesen.

Was die Copepoden anbetrifft, so hat Colditz eine Korrelation zum Z-Plancton kaum nachweisen können, obwohl er gegen Dieffenbach die Auffassung vertritt, daß auch hier die pelagischen Formen auf das Nannoplancton als Nahrung angewiesen seien. Der Schluß, daß mindestens die Nauplienmaxima von den Entwicklungshöhepunkten des Nannoplanctons abhängig seien, findet in den gegebenen graphischen Darstellungen kaum eine Stütze, da die Beziehungen doch sehr unsicher erscheinen. Jedenfalls ist die zu beobachtende Abhängigkeit nicht größer als diejenige von der Temperaturkurve. Daß die Maxima der verschiedenen Arten nie in der Weise zusammenfallen, wie es bei einer gemeinsamen Abhängigkeit von dem Ernährungsfaktor zu erwarten wäre, begründet der Autor mit dem Konkurrenzkampf zwischen den einzelnen Formen. Jedenfalls kommt er zu dem Schluß, daß an seinem Untersuchungsobjekt (er sagt allgemein „in Seen") eine Beziehung der Temperatur zu den Gesamtperiodizitätskurven des Netzplanctons nicht zu ermitteln gewesen

sei. „Daß die Temperatur des Wassers einen Faktor in der Regelung des Lebenscyclus gewisser Planctozoen abgibt, ist zweifellos, doch ist er weitaus überschätzt worden. Maxima und Minimaperioden können sich im Lebenskreis einer Art an einem bestimmten Ort scheinbar nach den Jahreszeiten richten, und doch von der Nahrung beeinflußt sein. Für das zeitlich verschiedene Auftreten gerade der wichtigsten Planctonorganismen in Seen kann man den Temperatureinfluß fast ausschalten." — „Das Verhalten einzelner Arten, sich zu einer bestimmten Zeit zu entwickeln, liegt höchst wahrscheinlich in einer inneren, durch Anpassung und Vererbung erworbenen Entwicklungstendenz begründet."

Gruppieren wir nun die demnach von den verschiedenen Seiten vorliegenden Untersuchungsergebnisse nach ihrer Beziehung zum Temperatureinfluß, so würden wir zu folgender Zusammenstellung gelangen:

1. Zuger See, alpiner Randsee von beträchtlicher Tiefe. Mengenschwankungen und vertikale Verteilung des Netzplanctons erscheint ausschließlich von der Quantität des Zentrifugenplanctons beeinflußt.

2. Mansfelder See, flacher, salzhaltiger Niederungssee, die Mengenschwankungen des Netzplanktons erscheinen vorwiegend ebenfalls von der Quantität des Nannoplanctons beeinflußt, doch wird die Beziehung zu einer Anzahl von Gruppen planctonischer Krebse unsicher, so daß die „Konkurrenzkampfhypothese" zur Erklärung der Verhältnisse herangezogen werden muß.

3. Teiche von Lauer, pflanzenreiche Niederungsteiche, sehr reich an Nannoplancton, Untersuchung nur an Rotatorien eingehend. Ernährungsfaktor positiv beeinflussend nachzuweisen, Temperaturfaktor scheinbar ohne Einfluß, die Gruppe der Copepoden zeigt überhaupt keine Korrelation zum Nannoplancton.

4. Schloßteich und Schloßgraben zu Münster, tieferes Teichgewässer, äußerst reichhaltiges pflanzliches Netz- und Nannoplancton, sehr starke Allgemeinentwicklung des Konsumentenplanctons, Crustaceenplancton im Verhältnis zu den anderen Formen zurücktretend. Deutliche Korrelation mit der Temperaturschwankung bis Mitte April, von da ab Ernährung allein als beeinflussend nachweisbar, vor allem bei Rotatorien. Hypothese des Optimalbereichs der Temperatur

5. Sachsenhausen (19 Teiche), flache, pflanzenreiche Niederungsteiche, starke Temperaturschwankungen, spärliches Nannoplancton, geringe Entwicklung des pflanzlichen Netzplanctons und des Rotatorienplanctons, Crustaceenplancton, besonders Copepoden, domi-

nierend. Korrelation zu den Temperaturschwankungen während der ganzen Untersuchungsperiode deutlich nachweisbar, besonders augenfällig in der ersten Hälfte des Sommers.

Eine kurze Tabelle der jeweils zur Beobachtung gekommenen Artenzahl sowie der Individuendichte an den einzelnen beschriebenen Örtlichkeiten möge zur näheren Erläuterung dieser Zusammenstellung dienen (s. untenstehende Tabellen).

Tabelle I.

Vergleich zwischen den Individuenzahlen der einzelnen Planctontengruppen im gleichen Wasservolumen zu annähernd gleicher Jahreszeit an den Beobachtungsorten von Colditz, Schädel und dem Verfasser.

	Sachsenhausen 30./6. 1915 (Z-Plancton 13./7. 1917.)	Mansfelder See 11. 6. 1913	Schloßteich i. Münster 25./6. 1913
1. Zentrifugenplancton	210800	8600000	5097000
2. Pflanzl. Netzplancton	76		58435
3. Rotatorien	6	5	6011
4. Cladoceren	180	27	307
5. Copepoden	70	101	613
Verhältnis von Z-Plancton zum tierischen N-Plancton	1:823	1:64661	1:735

Das Verhältnis zwischen planctonischen Produzenten und Konsumenten ist also in Münster und Sachsenhausen ungefähr das gleiche, mit dem Unterschied, daß im Münsterschen Schloßteich die Rotatorien, in Sachsenhausen die Cladoceren im tierischen Netzplancton die beherrschende Rolle spielen. Im Mansfelder See verschiebt sich das Verhältnis entsprechend dem pelagischen Charakter des Untersuchungsortes erheblich zugunsten des Z-Planctons.

Vergleichen wir in dieser Zusammenstellung die Beobachtungen über den Einfluß der Temperaturschwankungen im Verhältnis zu den festgestellten Ernährungsbedingungen und der allgemeinen hydrographisch-topographischen Konfiguration, so werden wir unschwer bemerken, daß sich die Tatsachen unter einem ganz bestimmten Gesichtspunkt anordnen lassen. Wir sehen nämlich, daß

(Fortsetzung des Textes S. 32).

Tabelle II.

Vergleich der zur Beobachtung gekommenen Artenzahl der einzelnen Planctontengruppen an den Beobachtungsorten von Colditz, Schädel und dem Verfasser.

	Colditz	Schädel	Sachsenhausen
Zentrifugenplancton	17	62	51
Rotatorien	9	22	25
Cladoceren	5	1	12
Copepoden	2	2	4

Die Zusammenstellung zeigt vor allem, daß der Artenreichtum um so größer wird, je mehr das Gewässer sich dem reinen Teichcharakter nähert. Das Dominieren der Rotatorien gegenüber den anderen Formen zu dem Schädel'schen Untersuchungsobjekt tritt auch in der Artenzahl hervor.

Tabelle III.

Liste der in Sachsenhausen zur Beobachtung gekommenen Planctonten (nach Dr. M. Pauly).

1. Zentrifugenplancton.

Mallomonas sp.
Euglena viridis
Phacus longicauda
— triqueter
— hispidula
Trachelomonas volvocina
— hispida
— armata
Dinobryon sp.
Peridinium sp.
Pediastrum duplex
Oocystis crassa
Chodatella quadriseta
Tetraedron quadratum
— raphidioides
Scenedesmus acuminatus
— sematus
— quadricauda
— bijugatus
Crucigenia rectangularis
— quadrata
— tetrapedia
Tetrastrum apiculatum
Selenastrum sp.
Ancistrodesmus falcatus
— sp.
Coelastrum microporum
Protococcus sp.
Trochiscia sp.
Closterium sp.
Melosira sp.
Cyclotella sp.
Fragillaria sp.
Synedra acus
— affinis
Navicula sp.
Pinnularia sp.
Gomphonema sp.

Amphora ovalis
Epithemia zebra
Microcystis sp.
Anabaena flos aquae
Merismopedia glauca
Coleps hirtus
div. grüne und braune Flagellaten (Schwärmsporen)

2. Netzplancton.

a) Arten, die dauernd oder überwiegend (während der ganzen Untersuchungsperiode, mindestens aber während der Hälfte dieser Zeit) das Bild des Planctons beherrschen.

Melosira sp.
Fragillaria sp.
Bosmina longirostris O. F. M.
Diaptomus sp.
Cyclops sp.
Nauplien

b) Arten, die während kürzerer, getrennter Perioden dominieren, sonst nur in unerheblicher Menge vorkommen, zuweilen fehlen.

Polycystis sp.
Volvox globator
— *aureus*
Conochilus unicornis
Brachionus angularis var. bidens
Anuraea aculeata
Anuraea cochlearis
Sida cristallina
Diaphanosoma brachyurum
Daphne longispina
Ceriodaphnia pulchella
Polyphemus pediculus

c) Arten, die während der ganzen Untersuchungsperiode oder während längerer Zeit, immer aber nur in beschränkter Zahl, vorkommen.

Eudorina elegans
Pediastrum duplex
Diatoma vulgare
Ceratium hirundinella
Asplanchna priodonta
Synchaeta sp.
Euchlanis sp.
Cathypna luna
Notholca longispina
Alona rectangula
Chydorus sphaericus

d) Arten, die vereinzelt und auch zeitlich unregelmäßig festgestellt werden.

Clathrocystis aeruginosa
Merismopedia elegans
Aphanizomenon flos aquae
Cylindrospermium stagnale
Hydrodictyon utriculare
Closterium sp.
Synedra ulna
Asterionella elegans
Navicula sp.
Amphora ovalis
Campylodiscus noricus
Asterothrix tripus
Dinobryon sertularia
Triarthra longiseta
Polyarthra platyptera
Rattulus capucinus
Dinocharis poecillum
Scaridium longicaudum
Mytilina macracantha
— *mucronata*
Monostyla sp.
Colurella colura
Metopidia lepadella
Brachionus pala

Brachionus pala var. dorcas
— bakeri
Noteus militaris
Schizocerca diversicornia
Notholca acuminata
Scapholeberis mucronata
Eurycercus lamellatus
Acroperus harpae
Rynchotalona falcata
— rostrata
Graptoleberis testudinaria
Alonella sp.
Peracantha truncata
Monospilus dispar

(Fortsetzung des Textes von S. 29.)

die Abhängigkeit von der Temperatur, was die Mengenentwicklung des Netzplanctons anbetrifft, um so augenfälliger wird, je mehr sich die Untersuchungsgewässer dem Charakter des Kleinteiches nähern und je mehr das Crustaceen-, speziell das Copepodenplancton in der Zusammensetzung der Schwebewelt dominiert, das Nannoplancton und Rotatorienplancton dagegen zurücktritt. Für einen Einfluß des Temperaturfaktors ist es also offenbar wesentlich, daß einerseits die absolute Möglichkeit starker Temperaturschwankungen durch den topographischen Charakter des Gewässers gegeben ist, andererseits daß der Ernährungsfaktor eine gewisse Konstanz gewinnt dadurch, daß solche Formen im Gesamtbilde der Konsumenten dominieren, die in ihrer Ernährung nicht ausschließlich auf ein ganz bestimmtes Nannoplancton angewiesen sind.

Mit anderen Worten, in den Seen und seenähnlichen Teichgewässern, in denen sich die Temperatur in langen Intervallen bewegt, während der Ernährungsfaktor infolge der natürlichen Periodizität in der Entwicklung des Nannoplanctons stark schwankt, entspricht die jeweilige Mengenentwicklung des tierischen Netzplanctons vorwiegend dem Ernährungsfaktor, desgleichen in allen Gewässern bei solchen Organismengruppen, die wie die Rotatorien in ihrer Ernährung auf bestimmte Produzentenkreise qualitativ angewiesen sind. Tritt dagegen das umgekehrte Verhältnis ein, d. h. wird der Ernährungsfaktor konstant, dadurch nämlich, daß er in einem Gewässer oder in der Biologie einer Gruppe von den produzierenden Nannoplanctonten mehr oder weniger unabhängig wird, während gleichzeitig starke Temperaturdifferenzen periodenweise auftreten, so kehrt sich auch die Wirkungsmöglichkeit beider Faktoren auf die quantitativen Schwankungen des tierischen Netzplanctons um, die Wirkung der Temperaturschwankungen wird augenfällig, und die Wirksamkeit der Ernährung äußert sich lediglich in der absoluten Höhe der Produktion, nicht aber in deren Oszillationen. Schädel hat an seinem Beobachtungsobjekt, dem Schloßteich zu Münster, offenbar ein Mischverhältnis beider Extreme,

wie es dem Charakter dieses Gewässers als étang-lac entspricht, derart daß hier im Herbst und Frühling die Temperatur, im Sommer dagegen die Ernährung zum entscheidenden inkonstanten Faktor wurde, während gleichzeitig das starke Zurücktreten der Krebsfauna gegenüber den anderen Bestandteilen des Planctons das Bild der Gesamtvorgänge bestimmte.

Die Bedeutung der Sachsenhausener Beobachtungen liegt nun m. E. vor allem darin, daß wir dort unter andersartigen Verhältnissen zum erstenmal einwandfrei die Möglichkeit eines überwiegenden Einflusses des Temperaturfaktors während der ganzen Jahresperiode in einem bestimmten Gewährstyp feststellen konnten, und zwar unter Bedingungen, die eine mittelbare Wirkung des Ernährungsfaktors, wie sie von Schädel aufgefaßt worden ist, als unwahrscheinlich annehmen lassen. Hierdurch erst ist die Reihe der Übergänge zwischen den Extremen geschlossen und gleichzeitig erwiesen, daß in der Tat beide Grenzfälle in der Natur vertreten sind. Diese letztere Tatsache ist bisher in den Betrachtungen der Autoren, wie mir scheint, nicht ausreichend in ihrer prinzipiellen Bedeutung gewürdigt worden. Wir finden vielmehr bei den erwähnten Forschern allgemein die Neigung, gegenüber dem Temperatureinfluß ihre negativen Ergebnisse als das absolut normale biologische Faktum aufzufassen. Dieser Tendenz gegenüber, die zweifellos durch den fruchtbaren Gegensatz der neuen Forschungsrichtung zu den älteren von Wesenberg-Lund in der Hauptsache vertretenen Anschauungen hervorgerufen worden ist, der Anschauung nämlich, die gewissermaßen einen ständigen Nahrungsüberschuß für das tierische Netzplancton in Form von gelösten oder geformten Stoffen annahm, ist es vielleicht von Nutzen, einmal auf die theoretischen Grundlagen des ganzen Problems zusammenfassend etwas näher einzugehen und neben den vorliegenden Beobachtungstatsachen die gesetzmäßigen Möglichkeiten des Ablaufs der fraglichen Erscheinungen zu untersuchen.

Wir müssen uns dabei daran erinnern, daß wir in der jeweils vorhandenen Individuenmenge des tierischen Netzplanctons ja nur ein augenfälliges Endprodukt der Wirkung biologischer Faktoren vor uns haben, daß uns die Individuenzahl nichts ist als ein willkürlich gewählter, zeitlich fixierter Indikator eines ständig ablaufenden Vorganges, der ursächlich bei den Einzelbestandteilen der Lebensgemeinschaft, den Individuen, angreift.

Mit anderen Worten, der Wert, den uns eine Stichprobe, ein

Fang liefert, ist das Resultat einer vorausgegangenen Vermehrungstätigkeit der Individuen, und die Grundfrage muß daher zweifellos dahin lauten, ob Ernährung oder Temperatur einen Einfluß auf die Vermehrungstätigkeit des Individuums innerhalb der Gemeinschaft des tierischen Netzplanctons ausüben können. Krätzschmar, Dieffenbach und Sachse, und späterhin Papanicolau und Langhans sind daher sicherlich auf dem rechten Wege gewesen, wenn sie, neben dem Studium der Verhältnisse in natürlichen Wasserbecken, versucht haben, die betreffenden Fragen auch auf dem Wege des Experiments mit Kulturen zu lösen. Nur sind leider die bisherigen Arbeiten alle gleichzeitig von dem Gedanken an das Problem der Cyclomorphose beeinflußt worden, und wir finden daher die Beobachtungen über die Vermehrungsintensität der Individuen sowie über die Schnelligkeit der Generationsfolge meist nur nebenher erwähnt, während das Schwergewicht auf die morphologischen Variationen und ihre Abhängigkeit von den experimentell geregelten Faktoren gelegt wird. Immerhin lassen sich aus diesen Arbeiten eine Anzahl brauchbarer Daten exzerpieren.

Sachse gibt in dieser Hinsicht bestimmte Beobachtungen an seinem Rotatorienmaterial, die dartun sollen, daß eben auch die Vermehrungsintensität des Individuums bei reichlicher Ernährung zunimmt. So heißt es bei ihm p. 50: „Ganz allgemein war zu bemerken, daß bei reichlicher Nahrung sich eine Beschleunigung der Eiproduktion zeigte". Ferner: „Mit dem Anwachsen der Zentrifugenkurve war deutlich eine erhöhte Eiproduktion verbunden". Und auf p. 53: „Durch reichliche Nahrung wird Bildung und Ablage der Dauereier offensichtlich beschleunigt." Dieser Autor ist also offenbar der Ansicht, daß sowohl die Schnelligkeit der Generationsfolge als auch die Zahl der Nachkommen des Einzeltieres von der Ernährung abhängig sei. Hierbei muß allerdings berücksichtigt werden, daß sein Temperaturfaktor dauernd konstant war (10° Zimmertemperatur), so daß er zu einem anderen Resultat nicht wohl kommen konnte, sofern seine Temperatur überhaupt ein relatives Optimum darstellte, was natürlich notwendig ist, um überhaupt Schwankungen in der Produktion auf Grund irgendeines anderen Faktors zu erhalten.

Systematisch wertvoller sind die Untersuchungen von Papanicolau, dessen Fragestellung allerdings auch nicht die Quantitätsverhältnisse anbetrifft, sondern sich auf die Erscheinung der cyclischen Fortpflanzung im Anschluß an den Streit Weismann-Isakowitsch

bezieht. Papanicolau hat in seinen Kulturen an *Moina* und *Simocephalus* mit einer Normalernährung und mit Unterernährung gearbeitet, hat also in der Hauptsache den Ernährungsfaktor konstant gehalten und demgegenüber die Temperatur (24° Zimmertemperatur, 6–8°) variiert. Seine Resultate lassen sich, was die Intensität der Fortpflanzung anbetrifft, dahin zusammenfassen, daß dauernde Einwirkung hoher Temperaturen zwar die Ei- und Geburtenzahl vermindert und zu einer allgemeinen Degeneration der Kulturen führt, aber die Entwicklungszeit, also die Generationsfolge, verkürzt. Umgekehrt zeigte sich bei dauernder Untertemperatur zwar die Eizahl vermehrt, dagegen die Geburtenzahl und die Entwicklungsgeschwindigkeit vermindert, der Endeffekt war auch hier schließlich eine Degeneration. Dauernde Unterernährung setzte sämtliche Momente der Fortpflanzungstätigkeit herab und führte naturgemäß schließlich ebenfalls zum Untergang der Kulturen. Nun weisen diese Versuche, deren eigentliches Ziel ja, wie erwähnt, auf einem anderen Gebiete als dem der Quantitätsbeobachtung lag, zwar im Vergleich zu den normalen Bedingungen höchst unnatürliche Verhältnisse auf, insofern als die Durchschnittstemperatur als Konstante dauernd oberhalb oder unterhalb des Optimums gehalten wurde, ein Vorgang, der sich in der Natur nie ereignen könnte, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Ernährung, deren Menge in bezug auf eine einzelne Konsumentengruppe unter Umständen auch im freien Gewässer dauernd das Bedarfsmaximum übersteigen kann. Was die Ernährung in den Kulturen des erwähnten Autors anlangt, so scheint er der Ansicht zu sein, daß sie in den Wärmekulturen unterhalb des durch die Temperaturerhöhung bedingten Optimums blieb, wie aus seiner Bemerkung auf p. 771 hervorgeht. („Das kleinere Maximum der Individuenzahl bei den Wärmekulturen erkläre ich dadurch, daß, infolge der Lebensenergie, die Tiere in der Wärme mehr Sauerstoff und Nahrung brauchen, deshalb einen stärkeren Kampf durchführen müssen.")

Für den Zweck unserer Betrachtung geht aus den Versuchen jedenfalls hervor, daß bei Konstanz des Ernährungsfaktors die Temperatur allein mindestens imstande ist, einen Einfluß auf die Fortpflanzungsvorgänge auszuüben, und zwar äußert sich die Wirksamkeit dieses Faktors wesentlich in einer vermehrten Schnelligkeit der Generationsfolge. Dies entspricht ja auch vollkommen dem theoretisch zu Erwartenden, da ja die Intensität der Lebensvorgänge, von der die quantitative Augenfälligkeit der Lebensenergie (in

Gestalt der Individuenmenge) bedingt wird, ganz wesentlich von der Intensität der chemischen Prozesse im Organismus abhängt, die ihrerseits eben als chemische Vorgänge von Temperaturschwankungen weitgehend beeinflußt werden.

Es sei überdies daran erinnert, daß wir ganz entsprechende Beobachtungen auch unter normalen Verhältnissen überall da machen, wo der Ernährungsfaktor durch den natürlichen Ablauf biologischer Vorgänge zeitweise ausgeschaltet wird. Das ist der Fall beispielsweise beim Puppenstadium holometaboler Insecten, dessen Dauer durch Temperaturverhältnisse erheblich beeinflußt werden kann, sowie bei der Zeitigung von Eiern wechselwarmer höherer Tiere, vor allem der Fische. Gerade bei diesen letzteren haben die Untersuchungen von Zuntz und seinen Schülern übrigens den Beweis geliefert, daß die Ausnutzung eines Optimums der Ernährung unter Umständen dem Organismus nur bei gleichzeitigem Vorhandensein eines Temperaturoptimums möglich ist, eines Temperaturgrades also, der eine bestimmte Intensität des Stoffwechselvorganges erst gewährleistet.

Überhaupt muß doch darauf aufmerksam gemacht werden, daß hinsichtlich der Quantitätswerte der Begriff des Optimums der Temperatur und des „Optimums" der Ernährung auf ganz verschiedenen Grundlagen beruhen. Beide werden bestimmt durch die gegenseitige Wirkung zweier Faktoren, eines rein quantitativen äußeren, nämlich der zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge und der Temperaturhöhe, und eines biologischen, individuellen, nämlich der physiologischen Organisation der jeweils betreffenden Tierform. Nun ist aber in bezug auf die Ernährung, bei konstantem Temperaturfaktor, das Optimum notwendigerweise zugleich stets ein Maximum, denn mehr als vollfressen kann das Tier sich nicht, und man kann daher sagen, ein tierisches Wesen kann wohl zu wenig oder genug, aber niemals zu viel zu fressen haben. Mit anderen Worten, infolge des Zusammenfallens von Optimum und Maximum beim Ernährungsfaktor kann es bei allen Lebenserscheinungen, die von dem Ernährungsfaktor ganz oder teilweise abhängig sind, zu Oszillationen immer nur unterhalb des Optimums kommen. Dieses Optimum der Nahrungsaufnahme, das von dem Nahrungsangebot ziemlich unabhängig ist, kann jedoch, abgesehen von äußeren Ursachen, verschoben werden, einerseits durch Erhöhung des Gesamtbestandes der betreffenden Organismenform in dem vorliegenden Lebensraum, wodurch dann auf das Einzelwesen ein geringerer

Anteil an dem Nahrungsvorrat entfällt, andererseits kann diese Verschiebung auch durch Änderungen in der Fähigkeit zur Nahrungsausnutzung, also in der physiologischen Potenz der Individuen, geschehen. Eine vorliegende, für eine bestimmte Konsumentenmenge ausreichende Nahrungsquantität kann also unter das Optimum des Bedarfs nicht nur dadurch sinken, daß sie sich absolut vermindert, sondern auch dadurch, daß, während das Nahrungsquantum das gleiche bleibt, die Anzahl der Konsumenten steigt, oder aber dadurch, daß bei gleichbleibender Nahrungs- und Konsumentenmenge der Nahrungsbedarf des einzelnen Konsumenten anwächst. Die Lage des Optimums der Ernährung ist also mit Bezug auf das Individuum sowohl als auch mit Bezug auf den lokalen Artbestand völlig inkonstant, was den absoluten Wert der Nahrungsmenge anbetrifft. Innerhalb eines abgegrenzten Lebensraumes kann für jede Gattung wie für jedes Individuum zu jeder Zeit des Jahres eine andere Nahrungsmenge „erforderlich" sein und so das Optimum darstellen. Das Optimum der Temperatur dagegen fällt naturgemäß nicht mit dem Maximum zusammen, sondern wird durch die physiologisch-biologische Eigenart der betreffenden Species oder des in Frage stehenden Formenkreises bedingt. Es handelt sich hier also einerseits um ein „wahres" Optimum, einen Wert, der sich nach beiden Seiten hin gleichmäßig zum Ungünstigen wendet, andererseits um eine absolute Konstante, die höchstens in langen phylogenetisch zu wertenden Zeiträumen verschiebbar ist. Aus diesem beiderseitigen Verhältnis folgt nun die wichtige Tatsache, daß der Wert des Ernährungsoptimums innerhalb jedes Lebensraumes sich ändern kann durch den Einfluß jedes anderweitigen Faktors, der den Gattungsbestand oder den physiologischen Zustand der Individuen zu verschieben imstande ist. Als einer solcher Faktoren kommt aber nach unserer Kenntnis außer grob mechanischen und chemischen Einwirkungen in erster Linie in Betracht eben die Temperatur, bzw. die Annäherung an das Temperaturoptimum. Mit anderen Worten, es muß als theoretisch wahrscheinlich betrachtet werden, daß die Vollausnutzung eines Nahrungsangebots und alle sich daraus ergebenden Folgen für den Bestand einer Art innerhalb eines Lebensraumes nur möglich ist im Temperaturoptimum und daß außerhalb des Temperaturoptimums das jeweilige Nahrungsoptimum (gleich Verbrauchsmaximum) direkt durch den Temperaturgrad bestimmt wird. Dementsprechend müßte also ein außerhalb des Temperaturoptimums unter Umständen ausreichendes Nahrungsangebot bei

einer weiteren Annäherung der Temperatur an das Optimum unter Umständen zu einem nicht mehr ausreichenden werden.

Es geht also aus dem Wechselverhältnis hervor, daß bei einer Konstanz der Temperatur auch der Ernährungsfaktor konstant wird, solange sich die vorhandene Nahrungsmenge oberhalb des Bedarfsmaximums bewegt. Sinkt der Ernährungsfaktor durch äußere Gründe oder durch einseitiges Anwachsen des Temperaturfaktors unter das jeweils vom Temperaturgrad bedingte Optimum-Maximum, so werden an den biologischen Folgeerscheinungen seine Oszillationen naturgemäß vorwiegend augenfällig werden. Ändert sich dagegen bei konstanter Ernährung, d. h. bei dauerndem „Überangebot", der Temperaturfaktor, so werden dessen Schwankungen in ihrem Einfluß auf die biologischen Vorgänge im Artbestand hervortreten, sei es mittelbar, nämlich vermittels des Ernährungsfaktors seinerseits, infolge der veränderten physiologischen Potenz der Konsumenten diesem Faktor gegenüber, sei es unmittelbar infolge direkter Einwirkung auf die Intensität des Fortpflanzungsgeschäfts. Überall da aber, wo die Produzentenwelt als Organismengruppe ihrerseits ebenfalls in einer Beziehung zum Temperaturfaktor steht, liegt außerdem noch die Möglichkeit einer parallelen Abhängigkeit von Produzenten und Konsumenten von der Temperatur vor, und ferner besteht auch der von Schädel angenommene Zusammenhang einer indirekten Beeinflussung über eine zunächst ursächlich einseitige Temperaturwirkung auf die Produzenten hinweg als theoretische Möglichkeit zweifellos zu Recht.

Die Ursache für die Komplikationen in der bisherigen wissenschaftlichen Betrachtungsweise dieser Fragen ist offenbar darin zu suchen, daß wir als Indikator für die quantitative Wirksamkeit beider Faktoren lediglich dieselbe Erscheinung, nämlich die Schwankungen der Individuenmenge innerhalb eines Lebensbezirks, verwenden können und daß der Temperaturfaktor rein theoretisch von den verschiedensten Richtungen her und in den verschiedensten Ursachenkombinationen auf die Lebewelt wirken kann.

Auf alle Fälle ist es wohl zweckmäßig, sich diese Beziehungen bei einer quantitativen Bearbeitung hydrobiologischer Probleme stets gegenwärtig zu halten und sich zum mindesten aller theoretischen Wirkungsmöglichkeiten des Temperaturfaktors bewußt zu bleiben, um sich vor einer einseitigen Beurteilung der Beobachtungstatsachen zu bewahren. Merkwürdigerweise habe ich den Hinweis auf die notwendige Inkonstanz der, wie im Fall der Ernährung, biologisch

bedingten Optima äußerer Faktoren bisher im Verlauf hydrobiologischer Untersuchungen ausdrücklich hervorgehoben nur in einer Arbeit von Benecke gefunden, der darauf gelegentlich eines dem unsrigen ganz ähnlichen Problems geführt worden ist, nämlich bei Untersuchungen über die Ursachen der Periodizität im Auftreten von Algen. Dieser Autor sagt dort nämlich, nachdem er ebenfalls den Einfluß der Nahrungsquantität (des Stickstoffs) auf seine Untersuchungsobjekte einwandfrei festgestellt hat, zum Schluß:

„Nun kann die Sache aber auch ganz anders liegen. Es können nämlich die Stickstoffverbindungen ins Minimum gedrängt werden, ohne daß ihre absolute Menge sich vermindert, und zwar dadurch, daß andere Faktoren, die das Wachstum bedingen, günstiger werden. Halten wir uns folgendes vor Augen: Alle biologischen Vorgänge sind stets abhängig von einer ganzen Zahl verschiedener äußerer Faktoren, die nach Qualität und Intensität einwirken. Je weiter die Wissenschaft vorwärts schreitet, um so mehr wird man natürlich jeden einzelnen Faktor in eine größere Anzahl solcher zergliedern. Nun hat wohl jeder dieser Faktoren für einen bestimmten Lebensvorgang sein Optimum, doch ist dessen Lage nicht absolut bestimmbar, da sie von den anderen gleichzeitig wirkenden Faktoren der Außenwelt abhängt. Um bei Spirogyra zu bleiben: Im Frühjahr, solange als Licht- und Wärmezufuhr kärglich sind, wird eine relativ geringe Zufuhr von Nährsalzen bereits das Optimum repräsentieren, da sie ausreicht für die Alge, um Licht und Wärme für das Wachstum vollkommen auszunutzen. Die Alge wird, wenngleich langsam, vegetativ wachsen, da alle wichtigen Faktoren der Außenwelt in harmonischer Weise auf sie einwirken. Nimmt nun aber mit fortschreitender Jahreszeit Licht und Wärme zu, während die Nährsalzzufuhr sich gleichbleibt oder jedenfalls nicht in demselben Maße ansteigt, so geraten die Nährsalze, insonderheit die stickstoffhaltigen, mehr und mehr in die Nähe des Minimumpunktes, weil eben nunmehr eine weit stärkere Zufuhr von Stickstoffverbindungen nötig wäre, wenn Licht und Wärme vollkommen ausgenutzt werden sollten.

Erreicht ist das Minimum für Spirogyra in dem Augenblick, in welchem das Verhältnis zwischen Licht und Wärmezufuhr einerseits, Nährsalzzufuhr andererseits so groß wird, daß es auf unsere Alge als fruktifikationsauslösender Reiz wirkt, der die weitere Produktion dadurch abschließt. Und es ist klar, daß dieser Zeitpunkt je nach der „spezifischen“ Eigenart der Pflanzen und je nach den

sonstigen Standortsbedingungen bei einem sehr verschieden großen absoluten Gehalt des Mediums an Nährsalzen erreicht sein kann".

Diese Ausführungen geben, wie mir scheint, für den Lebensbezirk und die Lebensverhältnisse der Algenflora den gleichen theoretischen Gedankengang wieder, wie ich ihn mit Bezug auf das Wechselverhältnis zwischen Konsumenten und Produzenten im Plancton darzustellen versucht habe und wie er zweifellos für jede Biocönose im weitesten Sinne gilt. Ganz allgemein könnte man diese Beziehung wohl in folgender Weise formulieren: steht ein Organismenbestand unter dem Einfluß zweier in bezug auf das Endergebnis gleichsinnig wirkender Faktoren, so wird jeweils die Wirkung des inkonstanten Faktors augenfällig, solange der konstante Faktor das Bedarfsminimum voll deckt. Die Anwendung dieser Regel auf das Verhältnis von Temperatur und Ernährung in ihrem Einfluß auf die Netzplanctonten würde also folgendes Ergebnis erwarten lassen: haben wir ein Gewässer mit konstanter, bzw. langsam schwankender Temperatur, und inkonstanter, also zeitweise unterhalb des Optimum-Maximums befindlicher Ernährungsmöglichkeit für die tierischen Planctonten, so werden in der Mengenentwicklung dieser Planctonten die Oszillationen der Nahrungsmenge augenfällig werden. Haben wir dagegen einen Lebensbezirk mit konstanter, d. h. dauernd ausreichender Nahrungsmenge und raschen erheblichen Temperaturschwankungen, so wird in der Mengenentwicklung des tierischen Netzplanctons der Temperaturfaktor vorwiegend erkennbar werden.

Es ist hiernach offenbar, daß ein örtliches Zutagetreten der Wirksamkeit eines bestimmten einzelnen Faktors wie Wärme oder Ernährung in den Quantitätsverhältnissen einer Organismengruppe von den örtlichen Bedingungen, in Gewässern vor allem von dem topographisch-hydrographischen Faktor abhängig ist, da dieser die Intensität des zeitlichen Variierens der Temperatur vorwiegend bestimmt. Daher ist es an sich auch keineswegs auffallend, daß die Autoren, solange sie die Problemfrage in der Form: Wärme oder Ernährung? stellten und als Untersuchungsobjekt jeweils lokal begrenzte Einzeltypen von Gewässern wählten, zu so widersprechenden Ergebnissen kamen. Wir können aber an diesen Ergebnissen der einzelnen Forscher nachweisen, daß im ganzen von ihnen tatsächlich die Wirksamkeit desjenigen Faktors als augenfällig beobachtet wurde, der eben nach der oben angeführten Regel an dem jeweiligen Untersuchungsobjekt allein eine Mengenschwankung bestimmen konnte. Denn es findet, wie wir sahen, in bezug auf die

einzelnen Beobachtungsörtlichkeiten ein allmählicher Übergang statt von dem extremen Fall der kurzfristigen Temperaturschwankungen im Wasser (Sachsenhausen) zu dem ebenfalls extremen Bilde weitgehender Temperaturkonstanz im Verhältnis zu den biologisch bedingten Schwankungen der Nahrungsmenge (tiefere Seen), während das Arbeitsobjekt Schädel's ungefähr eine mittlere Stellung einnimmt. Dementsprechend sehen wir, wie bezüglich der Mengenentwicklung des Netzplanctons in Sachsenhausen die Temperaturverhältnisse, in den Seen dagegen die im Nannoplancton gruppierten Produzenten die augenfällige Rolle übernehmen. Übrigens ist hier außerdem auch noch zu berücksichtigen, daß die Bedingungen für eine ausreichende Deckung des Nahrungsbedarfs, also für ein Konstantwerden des Ernährungsfaktors, bei einer bestimmten Konsumentengruppe natürlich um so günstiger sind, je weniger die betreffende Gruppe auf eine qualitativ bestimmte Nahrung angewiesen ist. Beobachten wir ausschließlich einen einzigen Formenkreis, der in einem bestimmten Gewässer vielleicht auf eine von Natur quantitativ sehr schwankende Gruppe von Produzenten angewiesen ist, so ist es leicht möglich, daß wir eine Abhängigkeit von der Produzentenmenge feststellen müssen, obwohl der allgemeine Charakter des Gewässers für einen beherrschenden Einfluß der Temperaturverhältnisse sprechen würde. Hieraus erklären sich vielleicht zum Teil die einseitigen Ergebnisse solcher Autoren, die, wie Dieffenbach, in der Hauptsache an einer Tiergruppe gearbeitet haben. Auch die Verhältnisse in tieferen Seen, wo das echte Nannoplancton eben die einzige mögliche Ernährungsquelle für die Netzplanctonten darstellt, können durch eine solche einseitige Abhängigkeit der Konsumenten von einem bestimmten biologischen Ernährungsfaktor neben der größeren Temperaturkonstanz bestimmt werden.

Auch die von Schädel aufgestellte Theorie vom optimalen Temperaturbereich läßt sich mit der Regel von der Augenfälligkeit des inkonstanten Faktors sehr wohl vereinigen, sobald man nur den Schädel'schen Satz nicht generell faßt, wenigstens was die Terminangaben betrifft. An sich ist es naturgemäß sehr wohl verständlich, daß in weiter Entfernung vom thermischen Optimum der meisten Süßwasserorganismen, also im Frühjahr und Winter, Temperaturschwankungen von den Lebewesen stärker empfunden werden als im Nachbarbereich des Optimums selbst. Ferner sind, wie auch unsere Sachsenhausener Temperaturkurve zeigt, die absoluten Werte

der Schwankungen in den Frühjahrs- und Frühsommermonaten überhaupt größer als im Hochsommer und Frühherbst. Dann aber ist zweifellos infolge der geringen Durchschnittswärme des Frühjahrs auch der physiologische Bedarf der meisten Konsumenten herabgedrückt und damit der relative Wert des Ernährungsoptimums geringer, so daß es also leichter zu einer dauernden vollen Befriedigung des Bedarfs durch die Produzenten und damit zu einer Konstanz des Ernährungsfaktors kommt. Später im Jahre, wenn sich die Temperatur dauernd in der Nähe des Optimums bewegt (dies wäre dann Schädel's „Optimalbereich"), tritt natürlich besonders in an und für sich nicht sehr produktiven Gewässern der Fall ein, daß der Ernährungsfaktor sich unterhalb des Vollbedarfs bewegt, also in seinen Schwankungen den Konsumenten fühlbar wird, zumal das Ernährungsoptimum jetzt, infolge intensiven Stoffwechsels der Konsumenten, sehr hoch liegt. Es kommt hier aber auch noch ein anderes Moment hinzu, das darin besteht, daß auf die Produzenten im Z-Plancton als chlorophyllführende Organismen auch die Sonnenbestrahlung direkt wirkt, was bei der Konsumentenmasse nicht der Fall ist. Die Bedingungen für eine ungleichmäßige Produzentenvermehrung sind also im Hochsommer, überhaupt gegen das Ende der sommerlichen Wärmeperiode hin, sicherlich auch in Gewässern mit starkem Produzentenbestand in höherem Maße gegeben als im Frühjahr, so daß dieser Faktor also jetzt dazu neigen wird, seinerseits die empfindlicheren Schwankungen aufzuweisen. Diese Schwankungen werden um so stärker einseitig auf den Konsumentenbestand einwirken, je konstanter gleichzeitig der Temperaturfaktor wird, dies wird aber um so mehr und dauernder der Fall sein, je größer und tiefer das Gewässer ist. Die von Schädel faktisch ganz richtig beobachteten Verhältnisse wären also nur in Abweichungen von seiner Theorie insoweit zu verallgemeinern, als man sagen kann, daß der Ernährungsfaktor mit fortschreitender Jahreszeit in unseren Binnengewässern überall die Tendenz zeigen dürfte, als bestimmendes Agens für die Quantitätsschwankungen der Konsumenten über den Temperaturfaktor hinauszuwachsen. Der Moment aber, wann dies geschieht, ist wohl durchaus abhängig von dem allgemeinen thermischen Verhalten jedes Gewässers überhaupt. Man wird also, wie die Sachsenhausener Ergebnisse zeigen, jedenfalls nicht den „Optimalbereich der Temperatur" allgemein auf einen zeitlich oder gradmäßig bestimmten absoluten Wert festlegen dürfen.

Es scheint vielmehr, als ob sich in dem Wechselverhältnis des

Temperatur- und Ernährungsfaktors zur Konsumentenmasse innerhalb der extremen Typen des großen, tiefen Sees und des flachen Teiches alle Übergänge finden. Auch die Extreme selbst können wohl tatsächlich verwirklicht erscheinen, da es, wie Lantzsch und Colditz zeigen, sehr wohl möglich ist, daß in einem See die Temperaturschwankungen so langsam verlaufen, daß mit Bezug auf den Lebenslauf der tierischen Netzplanctonten die Temperatur praktisch dauernd konstant ist, also der Ernährungsfaktor dauernd allein zur Geltung kommt. Andererseits zeigen meine Ergebnisse in Sachsenhausen, daß auch ein gegenteiliges Extrem, bestehend in einer dauernden und offenbar direkten Abhängigkeit der Quantitätsschwankungen von der Temperatur, also eine dauernde Augenfälligkeit des Temperaturfaktors, ebenfalls in der Natur verwirklicht werden kann. Jedenfalls glaube ich als Ergebnis der vorstehenden Betrachtungen an der Hand der früheren und meiner eigenen Untersuchungsergebnisse etwa folgende Leitsätze für das Verhältnis von Temperatur und Ernährung in ihrem Einfluß auf die Mengenentwicklung des Netzplanctons im allgemeinen begründen zu können:

1. Die Beobachtungen an der teichwirtschaftlichen Versuchsstation Sachsenhausen zeigen, daß an geeigneten Örtlichkeiten die Mengenentwicklung des Netzplanctons sehr weitgehend und direkt von den Temperaturschwankungen beeinflußt werden kann.

2. Ein Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren, wie Dieffenbach, Sachse, Papanicolau, Colditz, Lantzsch und Schädel, ergibt, daß die Bedingung für den Sachsenhausener Befund wahrscheinlich in einer dort vorhandenen weitgehenden Konstanz des Ernährungsfaktors gegenüber einem intensiv schwankenden Temperaturfaktor zu suchen ist.

3. Da die jeweilige Lage des Optimums der Nahrungsmenge (der Nahrungsbedarf) abhängig ist von der jeweiligen physiologischen Leistungsfähigkeit des Einzelorganismus, diese aber weitgehend von der Temperatur beeinflußt ist, so ergibt sich der Temperatureinfluß als primäres Moment, durch welches die Ausnutzung eines bestimmten Nahrungsangebots in einem bestimmten Zeitpunkt erst ermöglicht, bzw. verhindert wird.

4. Hieraus ergibt sich, daß wir einen bestimmenden augenfälligen, direkten oder indirekten Einfluß der Temperaturschwankungen auf die Mengenentwicklung des Netzplanctons tierischer Natur nur erwarten können, wenn der Ernährungsfaktor gleichzeitig dauernd den Bedarf voll deckt, d. h. im Optimum, also konstant ist (vgl.

Übereinstimmung dieser theoretischen Forderungen mit den Beobachtungsergebnissen in Sachsenhausen).

5. Die tatsächliche gegenseitige Beziehung beider Faktoren läßt sich mit Bezug auf den Indikator, d. h. die zu beobachtenden Quantitätsschwankungen des tierischen Netzplanctons, allgemein in dem Gesetz von der Augenfälligkeit des inkonstanten Faktors ausdrücken: wirken mehrere biologische Faktoren gleichzeitig und gleichsinnig quantitativ auf einen Organismenkreis, so tritt im biologischen Effekt derjenige Faktor jeweils als augenfällig hervor, der die größeren Quantitätsschwankungen zeigt, solange der andere, konstantere Faktor dauernd wenigstens das Minimum des wechselnden Bedarfs deckt.

6. Da die Wassermenge in großen und tiefen Becken temperaturausgleichend wirkt, in flachen und kleinen Becken dagegen den Schwankungen der Lufttemperatur kurzfristig weitgehend folgt, da ferner die Ernährungsmöglichkeit für das tierische Netzplancton in flachen kleinen und pflanzenreichen Gewässern eine erheblich vielseitigere ist als im tiefen ausgedehnten Wasser, so ist zu erwarten, daß, je mehr sich ein Gewässer dem Typus der Teich- oder Tümpelform nähert, um so augenfälliger der Einfluß der Temperaturschwankungen auf den Mengenbestand des tierischen Netzplanctons in seiner Gesamtheit hervortreten wird (vgl. Übereinstimmung mit den Beobachtungsergebnissen der Autoren).

Vor allem scheint es mir, als ob die Frage, mit der wir uns beschäftigt haben, überhaupt nicht so gestellt werden müsse, daß man nach der Wirksamkeit von Temperatur *oder* Ernährung forscht, sondern es läßt sich aus den vorliegenden Beobachtungsreihen schließen, daß der Temperaturfaktor und der Ernährungsfaktor imstande sind, sich gewissermaßen gegenseitig auf ein Maximum des Effekts hinaufzusteigern, wobei zum Schluß nochmals daran erinnert werden mag, daß für den Gesamtstoffwechsel eines Gewässers und entsprechend für die Produktionsstärke eines Formenkreises der Jahresdurchschnitt maßgebend ist, dessen absoluter Wert natürlich mit den Produktionsschwankungen an sich gar nichts zu tun hat.

Daß übrigens eine quantitative Periodizität planctonischer Organismen außer durch Temperatur und Ernährung auch noch durch andere Faktoren mindestens hervorgerufen werden *kann*, scheinen mir u. a. die Beobachtungen von Langhans zu zeigen, der in Kulturversuchen, bei Konstanz von Temperatur *und* Ernährung, eine Beeinflussung der Mengenentwicklung durch die Quantität der

ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte, also proportional der Menge der beisammenbefindlichen Tiere, durch die relative „Volksdichte", nachgewiesen zu haben behauptet.

Ich möchte daher diese Betrachtungen mit dem Hinweis darauf schließen, daß auch bei dem Problem: Ernährung — Temperatur in bezug auf die Mengenschwankungen des tierischen Netzplanctons die Natur uns wohl nicht eine Ausschließlichkeit, sondern einen Komplex von Einwirkungen zu erforschen gibt und daß man daher wohl eher suchen sollte nach dem Worte Benecke's: „den einzelnen Faktor in eine größere Anzahl solcher zu zergliedern", nicht aber bei einem einzelnen Faktor eine möglichst umfassende Wirksamkeit herauszuarbeiten.

Literaturverzeichnis.

Da die allgemeine Literatur, soweit sie zu der behandelten Frage herangezogen werden muß, in sehr ausführlicher und umfassender Weise von Schädel zusammengestellt worden ist, so genügt ein Hinweis auf dieses Verzeichnis. Ich nenne daher hier nur diejenigen Werke, auf die ich im besonderen zurückgegriffen habe.

1. Benecke, W., Ueber die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen, auf Grund von Versuchen über die Bedingungen der Zygotenbildung bei Spirogyra communis, in: Internat. Rev. ges. Hydrobiol., Vol. 1, 1908.
2. Colditz, F. V., Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees mit besonderen Studien über das Zentrifugenplankton und seine Beziehungen zum Netzplankton der pelagischen Zone, in: Z. wiss. Zool., Vol. 108, 1904.
3. Czensny, R. und H. H. Wundsch, Teichdüngungsversuche in Sachsenhausen, Ergebnisse der ersten drei Versuchsjahre, in: Fischerei-Ztg. (Neudamm), 1918.
4. Dieffenbach, H. und R. Sachse, Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern, in: Internat. Rev. ges. Hydrobiol., 1912, Biol. Suppl. (3), Heft 2.
5. Krätzschmar, H., Ueber den Polymorphismus von Anuraea aculeata Ehrb., variationsstatistische und experimentelle Untersuchungen, ibid., Vol. 1, 1908.
6. Langhans, H., Ueber experimentelle Untersuchungen zur Frage der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1909.
7. Lantzsch, K., Studien über das Nannoplankton des Zuger Sees und seine Beziehung zum Zooplankton, in: Z. wiss. Zool., Vol. 108, 1914.
8. Papanicolau, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii), in: Biol. Ctrbl., Vol. 30, 1910.

9. Pauly, M., Die Einwirkung von Mineraldüngung auf die planktonischen Lebewesen in Teichen, in: Ztschr. Fischerei, Vol. 4 (N. F.), 1919.

10. Schädel, A., Produzenten und Konsumenten im Teichplankton, in: Arch. Hydrobiol., Vol. 11, 1916.

11. Woltereck, R., Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren und die Rolle des Zentrifugenplanktons im Süßwasser, in: Internat. Rev. ges. Hydrobiol., Vol. 1, 1908.

12. Wundsch, H. H., Studien über die Entwicklung der Ufer- und Bodenfauna, in: Ztschr. Fischerei, Vol. 4 (N. F.), 1919.

13. Zuntz, N., Ueber extensive und intensive Teichwirtschaft, in: Nachr. Klub Landwirte, No. 488, 1906.

14. Zuntz, N. und H. H. Wundsch, Die Teichdüngungsversuchsstation Sachsenhausen bei Oranienburg, in: Mitt. Fischerei-Ver. Brandenburg, Vol. 7, 1915.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1a. Kurven der Diatomeen-Genera Melosira und Fragillaria im April—September 1915. Teich 6 u. 7, obere Drittel.

Fig. 1b. Desgl. Teich 9—18, obere Drittel.

Fig. 2. Desgl. Teich 6—18, untere Drittel.

Fig. 3. Kurven für *Bosmina longirostris* O. F. M. im April—September 1915. Teich 6—18, obere Drittel.

Fig. 4. Desgl. Teich 6—18, untere Drittel.

Fig. 5a. Kurve der Copepoden im April—September 1915. Teich 6 bis 11, obere Drittel.

Fig. 5b. Desgl. Teich 13—18, obere Drittel.

Fig. 6a. Desgl. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

Tafel 2.

Fig. 6b. Desgl. Teich 9 u. 11, untere Drittel.

Fig. 6c. Desgl. Teich 13—18, untere Drittel.

Fig. 7a. Kurven für *Volvox* im April—September 1915. Teich 9 bis 15, untere Drittel. Darüber die Kurve der täglichen Sonnenscheindauer in Stunden.

Fig. 7b. Desgl. Teich 7—18, untere Drittel.

Fig. 8. Kurven für *Anuraea aculeata* Ehrbg. und *cochlearis* Gosse im April—September 1915. Teich 6—18, obere Drittel.

Fig. 9a. Desgl. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

Fig. 9b. Desgl. Teich 9—18, untere Drittel.

Fig. 10. Kurven für *Sida crystallina* O. F. M. und *Diaphanosoma brachyurum* Liévin im April—September 1915. Teich 6—18, obere Drittel.

Fig. 11a. Desgl. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

Tafel 3.

Fig. 11b. Desgl. Teich 9—18, untere Drittel.

Fig. 12. Kurven für *Daphne longispina* O. F. M. April—September 1915. Teich 6—18, obere und untere Drittel.

Fig. 13. Kurven für *Ceriodaphnia pulchella* G. O. Sars im April bis September 1915. Teich 6—18, obere und untere Drittel.

Fig. 14. Kurven für *Polyphemus pediculus* L. im April—September 1915. Teich 6—18, obere und untere Drittel.

Fig. 17. Kugelkurven für das Phyto- und Zooplancton im April bis September 1915. Teich 6—18, obere Drittel.

Fig. 18. Desgl. Teich 6—18, untere Drittel.

Fig. 19. Schätzungsweises Rohvolumen der 5 Hauptgruppen des Planctons. Teich 9, unteres Drittel.

Tafel 4.

Fig. 15. Graphische Darstellung der gesamten Netzplanctonproduktion in den einzelnen Versuchsteichen von April bis September 1915 im Vergleich mit der Kurve der Temperatur und der Sonnenscheindauer. Die Temperaturhöhen sind nach der Intensität durch verschieden starke rote, die Temperaturniederungen durch entsprechende schwarze Schraffuren bezeichnet. Die Zahlen *1—6* entsprechen den Schraffuren auf den Einzeldarstellungen der Tafeln 1—3.

Tafel 5.

Fig. 16. Plan der Teichwirtschaftlichen Versuchsstation Sachsenhausen. Teiche mit eingezeichnetem Pflanzenbestand im Frühjahr 1915.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Reflexbiologische Studien an Bodenfischen.

I. Beobachtungen an *Amiurus nebulosus* Les.

Von

Otto E. Schiche.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel 6.

Inhalt.

Einleitung.
Material und Methoden.
Nachrichten über Vorkommen und Freileben.
Verhalten der Tiere im Aquarium.
Stellungen und Bewegungsformen.
Ruhestellung.
Suchbewegung.
Bewegungen der Augen am ruhenden Tier.
Bewegungslose Zustände.
Vergleiche mit anderen Bodenfischen.
Photoreception.
A. Allgemeines.
B. Versuche über Phototaxis.
1. Reaktion auf Licht und Schatten.
2. Orientierung des beleuchteten Tieres zum Lichteinfall.
3. Verhalten der Tiere mit funktionslos gemachten Augen.
4. Reaktion auf verschiedene und veränderte Lichtintensität.
Tangoreception.
Beantwortung von Druck- und Erschütterungsreizen.

Versuche über Thigmotaxis.
1. Reaktion auf verschiedene Bodenstrukturen.
2. Reaktion auf Berührungsreize von Gegenständen der Umgebung; gegenseitige Thigmoreizung.
3. Thigmotaktische Reaktion in Tonröhren.

Beantwortung interferierender Reize aus verschiedenen Reizkategorien.
Dressurfähigkeit.
Zusammenfassung.

Einleitung.

Die Kenntnis von den Lebensgewohnheiten und Anpassungen der verschiedensten Tierformen hat in der letzten Zeit große Fortschritte gemacht; das Leben der meisten Gruppen von Wirbellosen ist in großen Werken analysiert oder wenigstens durch einzelne hervorragende Arbeiten beleuchtet worden. Wirbeltiere sind demgegenüber weit seltener unter heute geltenden biologischen und tierpsychologischen Gesichtspunkten auf ihr Verhalten geprüft worden; obwohl ihre der Organisationshöhe entsprechend vielseitigen Reizbeantwortungen die Aufmerksamkeit der Beobachter fesseln mußten, sind Arbeiten, welche die Analyse automatischer Reizreaktionen bei Wirbeltieren zum Gegenstand haben, heute noch verhältnismäßig in der Minderzahl. Man konnte erwarten, daß noch die meisten von solchen Arbeiten sich mit der Sinnesphysiologie der niedersten Klasse der Wirbeltiere beschäftigten, wenn man von der Annahme ausging, daß die Schwierigkeiten der Betrachtung, die in der Kombinationsfülle der Reaktionen im täglichen Leben des Tieres liegen, mit steigender Organisationshöhe in der Wirbeltierreihe nur wachsen können. Doch auch bei den Fischen sind wir über verschiedene biologische Typen und bei jedem von ihnen über verschiedene Sinnesgebiete sehr ungleich unterrichtet. Hier mangelte die monographische Behandlungsweise einer Form oder einer kleineren Gruppe, wie sie für verschiedene Wirbellose erfolgreich durchgeführt worden ist, und die Förderung unserer Kenntnisse bezog sich meist auf ein bestimmtes Sinnesgebiet, das aus dem Gesamtverhalten des betreffenden Tieres mehr oder weniger glücklich herausgelöst erschien.

Insbesondere bietet unter den Fischen die Gruppe der bodenbewohnenden und bodennahen Formen eine Menge reflexbiologischer Fragen, welche in steter Berücksichtigung ihrer speziellen Anpassungen behandelt werden müssen. Die Einfügung dieser Tiere in den ihnen gegebenen Lebensraum erscheint als Resultat zahl-

reicher, durch vielseitige Sinnestätigkeit vermittelter Reizeinwirkungen, von denen man nicht eine Kategorie für sich behandeln sollte, ohne die hauptsächlichsten Reaktionen der übrigen Sinnesgebiete in Betracht zu ziehen.

Einer Anregung meines verehrten Lehrers Herrn Prof. Doflein folgend, habe ich daher eine Untersuchung der Lebensgewohnheiten und des Verhaltens von *Amiurus nebulosus* unternommen und mich bemüht, einige Grundreaktionen herauszuschälen und in Verbindung mit den hauptsächlichsten Anpassungen dieses Fisches darzustellen. Dabei konnte ich mehrfach an die Befunde amerikanischer Autoren anknüpfen. Denn im Gegensatz zu anderen Reizgebieten ist die Chemoreception des Zwergwelses bereits Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Nach dem Vorgange von Uexküll's, der schon 1895 wohl die ersten auf Grund ähnlicher Fragestellung angelegten Versuche an *Scyllium* ausführte, haben im letzten Jahrzehnt besonders Parker, Sheldon und Herrick die chemoreceptorischen Reaktionen und Sinnesorgane des *Amiurus* und einiger anderer Fische untersucht und bemerkenswerte Ergebnisse gehabt. Insbesondere gebührt Parker das Verdienst, in seinen Versuchen die Abgrenzung der olfactorischen Reaktion unter den chemoreceptorischen Reizbeantwortungen vervollständigt und ihre Bedeutung für die Nahrungsaufnahme richtig beleuchtet zu haben. Sheldon, wie auch Parker selbst, führte ähnliche Versuche an anderen Fischen durch, welche interessante Vergleiche ergaben, und Herrick hat, worauf noch zurückzukommen ist, die Innervation der Hautsinnesorgane zu einem großen Teile aufgeklärt. Daher habe ich in der vorliegenden Arbeit meine Aufmerksamkeit besonders der photo- und tangoreceptorischen Reaktionsweise zugewendet und im übrigen eine Reihe von einzelnen Beobachtungen wiedergegeben, die mir für das Gesamtbild des Verhaltens unter natürlichen Bedingungen von Wichtigkeit schienen.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br. in verschiedenen Zeitabschnitten der Jahre 1914—1916 ausgeführt, jedoch erst 1919 abgeschlossen; ich habe sehr bedauert, daß mir die neueste amerikanische Literatur über mein Objekt während eines so langen Zeitraums nicht zugänglich war.

Herrn Prof. Doflein, der trotz der langen Unterbrechungen die Arbeit mit stets gleichem Interesse leitete, sage ich gern auch hier meinen herzlichsten Dank. Ebenso möchte ich Herrn Prof. Kühn für viele Ratschläge, besonders beim Abschluß der Arbeit im Berliner Institut, meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Material und Methoden.

Das Material, an dem ich meine Beobachtungen und Versuche ausführte, bestand aus jüngeren Tieren von *Amiurus nebulosus* Les. von verschiedener Größe. Die kleinsten, die ich noch verwendete, waren etwa 6,5 cm lang, die meisten zwischen 9 und 12 cm; größere wollte ich nicht verwenden, weil sie in den Versuchsaquarien etwas beengt gewesen wären; ich hatte nicht so große Becken zur Verfügung, wie sie etwa die biologischen Stationen für Versuche mit Meerestieren benutzen können, und wollte vermeiden, daß eine Beengung im Versuchsfelde etwa ihrerseits als Reiz wirkt, wie es für das phototactische Reizgebiet von Franz an Froschlarven nachgewiesen worden ist.

Bevor ich die Versuche über ihre Reizreaktionen begann, habe ich die Zwergwelse lange unter den später beschriebenen äußeren Bedingungen gehalten und zunächst ihr Leben und Treiben beobachtet, um bei der Beurteilung von Reaktionen von möglichst genauer Kenntnis ihrer Lebensgewohnheiten ausgehen zu können. Auch weiterhin wendete ich vielfach die Methode der reinen Beobachtung an und fand sie ebenso nützlich wie Babák, der gelegentlich ihrer Anwendung auf die Beobachtung der Atemtätigkeit bei den Fischen folgendes bemerkt: „Die einfachste Methode — durch bloße Inspektion — hat allerdings nur beschränktes Anwendungsgebiet, aber dieser Mangel haftet eigentlich allen Methoden an ... In meinen Arbeiten habe ich versucht, auch diese Methode wieder zu Ehren zu bringen, denn bei der schonenden Behandlung eines so ungemein reizbaren Tieres, wie es die meisten Fische sind, unter möglichst natürlichen Bedingungen kann man zu ganz bemerkenswerten Ergebnissen gelangen.“ Die Methode der Ausschaltung von Organen wurde für eine größere Anzahl derjenigen Versuche angewendet, welche sich auf photoreceptorische (oder chemoreceptorische) Reizreaktionen bezogen. Um aus den betreffenden Ausfallserscheinungen auf die Rolle einzelner Organe Rückschlüsse ziehen zu können, habe ich besonders Augen und Barteln funktionsunfähig gemacht bzw. amputiert. Dabei machte ich die Erfahrung, daß die Tiere im allgemeinen Operationen recht gut überstehen und auch nachher leicht dauernd am Leben zu erhalten sind; selbst schwerere Eingriffe, wie etwa der Verlust der Augen, machen ihnen das Fortkommen nicht unmöglich.

Um die Tiere für Operationszwecke vorzubereiten, habe ich ge-

wöhnlich eine Narkose angewendet, teils um die Reaktion und die vermutete Schmerzempfindung abzuschwächen, teils um mir das Arbeiten an den ziemlich kleinen Versuchstieren zu erleichtern. Ich gebrauchte dabei folgende Methode. Das Tier wird in eine flache Schale mit Wasser gesetzt, und dem Atemwasser ein Gemisch von Äther: Wasser wie 1:10, gut durchgeschüttelt, in mehreren Absätzen hinzugefügt. Die Narkose nimmt dann einen typischen Verlauf. Sofort beim Vermischen mit dem Atemmedium oder spätestens etwa nach 1 Minute tritt äußerst lebhafte Excitation ein: das Tier atmet außerordentlich schnell — die Zahl der Atemzyklen steigt hier bis über 100 in der Minute — und macht häufige Speibewegungen dazwischen; zugleich bewegt es sich lehhaft hin und her, wendet oft und schwimmt, soweit der Durchmesser des Gefäßes das zuläßt, rückwärts; man hat den Eindruck, als ob es sich um eine schnelle Folge phobischer Reaktionen handele, die des beschränkten Raumes und der allseitigen Einwirkung des Reizes wegen keinen Erfolg haben können. Diese Phase dauert etwa 2 Minuten, bei größeren Tieren aber auch länger; das richtet sich nach der Menge des zugesetzten Narkosemittels und ist auch wohl individuell verschieden. — Dann nimmt die Bewegungsintensität und die Zahl der Atemzyklen schnell ab; zugleich verliert der Fisch die Orientierung und bleibt ebenso auf dem Rücken oder auf der Seite ruhig liegen wie sonst auf dem Bauch. Bald tritt Reaktionslosigkeit auf starke mechanische Reize (Anfassen) ein; das kann nach meinen Erfahrungen als Zeichen angesehen werden, daß die Narkose tief genug ist, um reichlich für die Dauer des Eingriffs vorzuhalten. Die Gesamtdauer der Narkose bis zu diesem Zeitpunkt beträgt somit durchschnittlich 5—6 Minuten. Nach Beendigung des Eingriffs wird das Tier zweckmäßig in ein Becken mit klarem Wasser getan, wo es, noch völlig narkotisiert, absinkt und zunächst unbeweglich liegen bleibt. Doch kehrt bei richtig bemessener Narkose die Atmung nach einiger Zeit, spätestens in einer Viertelstunde, wieder und beginnt, sich dem normalen Typus wieder zu nähern, auch wenn sie während der Operation völlig ausgesetzt haben sollte. Künstliche Atmung habe ich niemals angewendet.

Außer an der Atmung erkennt man den Beginn des Wiederauflebens am frühesten an ganz leichten, pendelnden Bewegungen der Schwanzflosse, die in diesem Stadium der Narkose aufzutreten pflegen. Richtig behandelte Tiere erholen sich weiterhin sehr rasch und bewegen sich etwa eine halbe Stunde nach Beendigung des

Eingriffs bereits wieder in „richtiger“ Orientierung umher; 2 Tage nachher nehmen sie gewöhnlich wieder Nahrung, wenn ihnen solche unter Berücksichtigung der durch die jeweilige Operation hervorgerufenen Ausfallserscheinungen zugänglich gemacht wird.

Die Tiere, welche ich in operiertem Zustande zu Versuchen benutzte, mußten stets in der beschriebenen Weise gut die Operation überstanden und wieder Futter genommen haben, ehe ich sie verwendete; ich habe gewöhnlich einige Tage verstreichen lassen bis zu ihrer Verwendung, um sicher zu gehen, daß die unmittelbaren Folgen des Eingriffs überwunden waren.

Um die Augen funktionsunfähig zu machen bzw. sicher auszuschalten, mußte ich sie kauterisieren, nachdem die zuerst angewandte Überklebung mit zähflüssigem Asphaltlack erfolglos geblieben war. Dazu benutzte ich eine glühende Nadel (vorn stumpf), mit der ich bis zum Glaskörper hineinging und diesen und die Netzhaut ausgiebig zerstörte. Bei den immerhin kleinen Versuchstieren mußte man vorsichtig zu Werke gehen, um nicht Gehirnteile zu verletzen. Die Narkose mußte bei dieser Operation natürlich fest sein; es bestand daher die Gefahr, daß die Tiere nicht wieder erwachten; aber, abgesehen von einem Falle, überstanden sie den schweren Eingriff verhältnismäßig sehr gut; dieser Fall verlief tödlich, m. E. wegen zu starker Narkose.

Als Operationsfolge der Blendung war mehrfach eine andauernde Unruhe festzustellen, auf die ich später noch eingehen werde; sie klang ganz allmählich ab und ließ es angezeigt erscheinen, mit der Heranziehung dieser Tiere zu weiteren Versuchen noch länger als gewöhnlich zu warten. Die Amputation der Barteln, die (für einige chemoreceptorische Versuche) erforderlich war, hatte ebensowenig nachteilige Folgen wie die Blendung, auch dann, wenn einem Tier in einer Operation alle Barteln entfernt wurden.

Für die Versuche zur Photoreception und Tangoreception benutzte ich Vollglasaquarien von 40 : 30 : 30 cm und 40 : 30 : 20 cm, welche Sandgrund bzw. gar keinen Grund und keine Pflanzen enthielten (späterhin kurz als „Versuchsaquarien“ bezeichnet); die Temperatur des Wassers betrug bei allen Versuchen zwischen 12 und 15° C. Die Aufzählung der sonstigen Hilfsmittel, welche mir zu den Versuchen dienten, und die Beschreibung der den Eingriffen entsprechend verschiedenen dauernden Ausfallserscheinungen muß für die betreffenden Abschnitte vorbehalten bleiben; nur um Wieder-

holungen zu vermeiden, habe ich einiges Gemeinsame in der Methodik der verschiedenen Versuchsgebiete hier vorweggenommen.

Im Folgenden sind zunächst einige Beobachtungen wiedergegeben, welche ich beim Studium der Zwergwelse im Naturaquarium machte und von denen ich manche für wichtig genug halten muß, um eventuell für besondere Untersuchungen als Ausgangspunkt zu dienen. Dann folgen die Beobachtungen und Versuche zur Photoreception und schließlich die zur Tangoreception, welche sich besonders auf die thigmotactische Reaktionsweise beziehen, die für Wirbeltiere bisher wohl niemals berücksichtigt worden ist. Es wird sich dabei auch Gelegenheit ergeben, die wichtigsten Mischreaktionen zu betrachten, welche in der Natur durchaus überwiegen und für die Steuerung des Organismus im Bereiche seines Wohnraums vor allem bestimmend sein dürften.

Nachrichten über Vorkommen und Freileben.

Amiurus nebulosus kommt im Gebiete der Vereinigten Staaten östlich der Rocky Mountains und von Maine bis Florida in stehenden und ruhig fließenden Gewässern überall vor; vielfach ist er sogar einer der häufigsten Süßwasserfische. Sein Körper ist vorn ziemlich rund im Querschnitt und wird nach hinten zu seitlich zusammengedrückt. Der Kopf ist außerordentlich breit und ziemlich flach; in Höhe der Kiemendeckelwölbung befindet sich der größte Querschnitt des Körpers. Der Kopf trägt 8 Barteln, davon 2 Paar am Unterkiefer, 1 Paar — das größte — am Oberkiefer und 1 Paar auf der Oberseite des Kopfes, unmittelbar vor den hinteren Nasenlöchern. Die hohe schmale Rückenflosse hat einen dicken, auf der Rückseite gesägten Stachelstrahl und 6 weiche, die kräftigen Brustflossen haben ebenso 1 und 8, die Bauchflossen 8, die Afterflosse 21/22 und die Schwanzflosse 19 Strahlen. Hinter der Rückenflosse, über dem hinteren Teil der Analis, steht eine kurze Fettflosse.

Amiurus nebulosus ist eine der kleinsten Arten der nordamerikanischen „Catfishes“, von denen mehrere (nach Kendall besonders *Ictalurus furcatus* im Mississippi, *Amiurus lacustris* im Seengebiet, *I. punctatus* mehr im Süden und Westen der Staaten und *Amiurus catus*) wirtschaftlich von großer Bedeutung sind. Bezüglich der Benennung der einzelnen Catfisharten, welche in einem bestimmten Gebiet vorkommen, herrscht außerordentliche Verwirrung. Das Volk

benennt die Catfishes kurzweg nach ihrer Farbe oder nach der Beschaffenheit ihres Vorkommens als Yellow Cats, Mud Cats, White Cats, Channel Cats, Stone Cats usf., gewöhnlich ohne Verschiedenheit der Art zu berücksichtigen. Und mit der technischen Nomenklatur steht es nach Kendall nicht viel besser; ein gutes Beispiel dafür gibt von dem Borne, der für den nahe verwandten *Ictalurus punctatus* Raf. noch folgende Namen anführt: *Amiurus caudafurcatus* Günther, *Pimelodus caudafurcatus* Le Sueur, *P. furcifer* Cuv. et Val., *olivaceus* Girard, *gracilis* Girard, *coeruleus* Le Sueur, *I. simplex* Gilb., *Silurus punctatus* Raf., *Ichthaelurus robustus* Jordan, außerdem unautorisiert *P. vulpes, hougi, megalops, graciosus, hammonds, notatus, I. beadlei.*[1])

1) Nach Jordan u. Evermann (1896) würde sich das Genus *Ameiurus* Rafinesque (Horned pout) folgendermaßen einteilen:

1. Subgen. ***Haustor*** Jord. u. Ev.

A. lacustris Walbaum	„Catfish of the Lakes, Mississippi cat, Florida Cat“	„Saskatchewan R. and Great Lakes to Florida and Texas, especially Mississippi, Great Lakes“
A. lupus Girard	—	„Rio Nueces, Rio Peco, Texas“
A. catus L.	„White Cat; Channel cat of the Potomac“	„Delaware R. to Texas; especially Chesapeake Bay, Florida“ „Introduced Sacramento, S. Joaquin R.“
A. dugesi Beau	—	„Rio Turbio Guanajuato, Mexico“
A. okeechobeensis Heilprin	—	„Kissimee R. near Lake Okeechobee, everglades of Florida“

2. Subgen. ***Ameiurus***

A. erebennus Jordan	—	„Coast swamps a. blackwater streams from New Jersey to Florida“
A. natalis Le Sueur	„Yellow cat“	„Great Lake region to Virginia and Texas“
A. vulgaris Thompson	—	„Vermont to Minnesota and Illinois“
A. nebulosus Le Sueur	„Horned pout, common bullhead; small catfish; Schuylkill cat; Sacramento cat“	„Horned pout of the Nord and East; introduced: Humboldt, Sacramento, S. Joaquin and Gila R.“

In der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wurde der Zwergwels mit großem Erfolg in Kalifornien, mit geringerem in Frankreich, Belgien und zum Teil auch in Deutschland eingebürgert. Er erreicht 45 cm Länge und 2 kg Gewicht; als jüngeres Tier wird er bei uns vielfach in Aquarien gehalten und wächst dort auch bis zu solcher Größe heran; doch gelang es bisher nicht, ihn im Aquarium zu züchten.

Trotz seines häufigen Vorkommens sind die vorliegenden Beobachtungen über seine Lebensweise in Freiheit nicht sehr zahlreich. Sie lassen sich kurz etwa in Folgendem zusammenfassen.

Der Zwergwels bewohnt Teiche, Lagunen und Seen von nicht zu großer Tiefe. Er findet sich auch in den Flüssen, aber er vermeidet stärkere Strömung, solange es möglich ist, während man seine größeren Verwandten auch in der Stromrinne großer Flüsse antrifft. Die besten Lebensbedingungen findet er in einem Wohngebiet mit klarem Wasser und weichem oder sandigem, mit verwesenden Stoffen und Pflanzenresten (mud) bedeckten Grunde. Er verhält sich tagsüber ruhig und geht auf nächtlichen Streifzügen seiner Nahrung nach, welche sich aus verschiedenem, teils tierischem, teils pflanzlichem Material zusammensetzt. Erfahrungen mit gefangenen Zwergwelsen haben gezeigt, daß sie gleichgut mit Regenwürmern wie mit Früchten und anderen Vegetabilien zu ernähren sind, und machen es wahrscheinlich, daß auch der freilebende Fisch seine Nahrung nicht sehr genau auswählt. Damit stimmt die Beobachtung überein, daß er sich gelegentlich an den Mündungen von Abzugskanälen einstellt, um die Abfälle zu vertilgen. Immerhin hält KENDALL für wahrscheinlich, daß tierische Nahrung in hohem Maße vorherrscht; auch ist durch Magenuntersuchungen lange bewiesen, daß *Amiurus* sich zu bestimmten Zeiten ganz wesentlich von Fisch-

Subsp. *A. nebulosus catulus* GIRARD	—	„Streams of Texas“
Subsp. *A. nebulosus marmoratus* HOLBROCK	—	„Southwestern Indiana to Florida“
A. melas RAFINESQUE	„Black bullhead, small catfish“	„Northern New York to Kansas and Texas“
A. platycephalus GIRARD	„Mud cat; brown cat“	„Carolina and Eastern Georgia, Cape Fear to the Chattahoochee“
3. Subgen. ***Gronias*** COPE		
A. nigrilabris COPE	—	„Conestoya R., Eastern Pennsylvania“

laich und Jungfischen ernährt. Kendall geht genauer ein auf die Meinungsverschiedenheiten zwischen einigen Autoren betreffs der Schädigung der Lachsfischerei durch laichfressende Catfishes. Dabei ist ein Punkt vielleicht von Interesse, den er unerwähnt läßt: die Klagen über Laichfraß kommen nämlich alle aus Kalifornien, wohin der Fisch erst künstlich verpflanzt wurde. Östlich der Felsengebirge, in seinem eigentlichen Verbreitungsgebiet, scheint er der Fischzucht doch nicht so bedeutenden Schaden zu tun. Vermutlich ist die Vorliebe für solche Nahrung auch der Grund, warum man die Einbürgerung des Zwergwelses in Deutschland z. B. in der letzten Zeit weniger eifrig betrieben hat; auch bei uns sind die ausgewachsenen Tiere wohl zu sehr als Raubfische zu betrachten, als daß ihre Einbürgerung für deutsche Fischereiverhältnisse noch lohnte.

Nach Dean ist *Amiurus* imstande, eine zeitweilige Austrocknung seines Wohngewässers im Hochsommer, im Schlamm tage- und wochenlang eingebacken, lebend zu überdauern. Diese Mitteilung ist ein bemerkenswerter weiterer Hinweis auf die Fähigkeit der Trockenstarre bei Fischen der gemäßigten Zone, ebenso wie die beiden Beobachtungen von Buchanan und Staniewicz, die Doflein anführt und die sich auf Barsche, Schleien und Karpfen beziehen. Ebenso bringt der Zwergwels die Wintermonate etwa bis Februar/März im Schlamm eingegraben zu, nachdem schon einige Zeit vorher die Intensität seines Stoffwechsels abgenommen hat: „In November it becomes sluggish and refuses food, and early in December buries itself in the deepest ooze of the pond" (in: Dean, 19. Ann. Rep. States Fish Comm. New-York 1890, p. 302; hier zitiert nach Kendall).

Das Brutgeschäft von *Amiurus nebulosus* ist zwar mehrmals beschrieben worden, aber nur Eycleshymer und Birge verdanken wir genaue Angaben über die damit zusammenhängenden Vorgänge beim freilebenden Tier. Sie fanden seine Nester in sehr flachem Wasser in sandigen Buchten oder im Überschwemmungsgebiet größerer Seen. Die Nester bestehen aus einer flachen, von dem längere Zeit zusammenlebenden Pärchen gemeinsam ausgearbeiteten Vertiefung des Grundes und werden unter überhängendem Gras oder Holz so angelegt, daß sie gegen oben einen Schutz (sheltering object) aufweisen. Dabei scheint *Amiurus* häufig die Tendenz zu haben, zufällig sich bietende Gegenstände in seine Nester einzubeziehen. Eycleshymer sah zwei Nester in alten Ofenröhren, eins in einem

Blechrohr und ein viertes in einem alten Topf. Er entfernte das Schutzobjekt von einem Nest langsam in seitlicher Richtung und sah, wie die Fische dem Gegenstand folgten und das Nest verließen (über den Reflexmechanismus hierzu s. S. 108); als er schließlich den Gegenstand aufhob, suchte der eine Fisch das Nest wieder, der andere flüchtete. Birge berichtet über das individuell verschiedene Verhalten der auf dem Nest befindlichen Tiere gegenüber Eingriffen des Beobachters: während manche flüchteten, ließen sich andere selbst durch Berühren nicht beeinflussen; in einem Falle griff ein Fisch den Beobachter an.

Die oben genannten Beobachter stimmen mit Ryder, der das Brutgeschäft im Aquarium verfolgt hat, überein, daß die Pflege der Brut schon sehr bald, wenn die Brut die Eihülle noch nicht durchbrochen hat, dem Männchen allein zufällt. Sie geht nicht soweit wie bei den marinen und tropischen Welsen mit ihrer geringen Zahl von Eiern, wo sie im wesentlichen als Maulbrüten zu bezeichnen ist. Aber das Männchen bewegt nicht nur — während der ersten Tage — durch Schläge mit Analis, Brust- und Bauchflossen das Wasser an den Eiern im Neste vorbei, sondern führt auch die Jungen, die einige Tage nach dem Ausschlüpfen die Neigung haben, sich in „Schulen" anzuordnen, wie Lachsbrut. Da sich unterwegs mehrere Bruten für kürzere oder längere Zeit vereinigen können, schwankt die Zahl und die Größe der Larven in einer solchen „Schule" bedeutend. Die „Schulen" sollen sich in der Nacht lebhafter bewegen als am Tage; wenn diese Beobachtung zutrifft, verhalten sich also die Larven in einer solchen „Schule" schon ebenso wie die entwickelten Tiere. Wenn die Jungfische eifrig Nahrung aufzunehmen beginnen, schwindet nach Ryder allmählich die Neigung zur Schulenbildung; ebenso setzt das Männchen um diese Zeit endgültig seine Pflege aus.

Soweit die Nachrichten über das freilebende Tier erkennen lassen, muß man annehmen, daß die erwachsenen Zwergwelse an den Orten ihres Vorkommens ungemein häufig sind, ohne daß man doch von eigentlich geselliger Lebensweise oder von einem Gesellschaftsverband von bestimmter Zusammensetzung sprechen könnte. Während der Brutzeit halten sich Männchen und Weibchen eines Paares zusammen. Sie bauen das Brutnest gemeinsam und bewachen es auch zunächst beide; wenn aber die Jungen vor dem Ausschlüpfen stehen, übernimmt das Männchen die weitere Brutpflege allein.

Über die Verteilung der Geschlechter innerhalb der Catfish-bevölkerung eines Gewässers scheint so gut wie nichts bekannt zu sein, vielleicht wegen ihrer schlechten Unterscheidbarkeit. Smith gibt allerdings an, daß auch abgesehen von dem größeren Umfang des Abdomens, den die Masse des Rogens vor der Laichzeit bei dem Weibchen hervorbringt, ein Unterschied in der äußeren Form des Körpers bestehe: die Gestalt der Schnauze und der Kopfpartie bis zur Interorbitalgegend sei beim Männchen deutlich flacher und breiter als beim Weibchen. Aber von den früheren Beobachtern erwähnt niemand diesen Umstand. — Immerhin ist es von Interesse, daß Gill das gleiche Unterscheidungsmerkmal für *Cottus* anführt: „... head being broader in the mature male than in the females"; — auch *Cottus* wird übrigens in den Staaten ebenso wie *Amiurus* häufig als „bullhead" bezeichnet (s. den Abschnitt „Vergleich mit anderen Bodenfischen").

Ob der *Amiurus* während der Brutzeit die Umgebung seines Nestes als „sein Gebiet" behandelt, insbesondere ob er andere Fische seiner Art oder auch andere Feinde angreift und daraus vertreibt, darüber habe ich in der spärlichen Literatur keine Angaben gefunden. Wie das Benehmen gegenüber anderen Eingriffen des Beobachters verschieden ist, zeigt Birge's oben erwähnte Notiz. Beobachtungen im Aquarium beim Einsetzen neuer Fische lassen vermuten, daß die Zwergwelse um Nest und Wohngebiet keine harten Kämpfe zu bestehen haben. In einem späteren Abschnitt wird sich Gelegenheit bieten, vergleichsweise auf diese Verhältnisse zurückzukommen.

Verhalten der Tiere im Aquarium.

Amiurus nebulosus ist in jüngeren Exemplaren sehr leicht in Gefangenschaft zu halten; er findet sich mit den gegebenen Lebensbedingungen verhältnismäßig gut ab. Die Temperatur des Wassers und die Art und Menge des dargebotenen Futters können ziemlich stark wechseln, ohne daß es ihm viel schadet; er gilt allgemein als zählebig und als einer der härtesten Süßwasserfische überhaupt. Ich hielt meine Tiere ohne Schwierigkeiten lange Zeit — mehrere Stücke länger als zwei Jahre — in Aquarien, in denen ich die Bedingungen ihrer natürlichen Umgebung nach Möglichkeit nachzuahmen suchte. Diese Aquarien waren viereckige Vollglasbecken von 45 cm Länge, 33 cm Breite und 33 cm Höhe; der Wasserstand betrug durch-

schnittlich 18, in anderen Fällen auch 13 cm, war also nicht hoch und mochte den natürlichen Bedingungen des freilebenden Tieres ebenfalls entsprechen. Die Becken enthielten Sandboden, Leitungswasser von der Temperatur des umgebenden Raumes, nach der Jahreszeit schwankend zwischen 8 und 13° C, und als Sauerstofferzeuger einige vielverzweigte Exemplare von Hornkraut (Ceratophyllum demersum) oder ähnliche, zeitweise auch Schwimmpflanzen (Salvinia sp.); da sie zur Ergänzung der Sauerstoffversorgung meistens durchlüftet wurden, war ein Wasserwechsel äußerst selten nötig. Die Abfallstoffe, Kot, faulende Pflanzenreste usw. wurden nicht entfernt; sie bedeckten den Boden in einer langsam an Dicke zunehmenden Schicht und lieferten in kurzer Zeit den Schlammgrund, welcher den Zwergwelsen zum Wohlbefinden fast unentbehrlich zu sein scheint. Ein ähnliches Bild zeigte auch der Teil eines großen Terraaquariums, den ich im Zoologischen Institut in Berlin einigen Welsen als Wohnbecken anwies.

Solange ein Aquarium neu angesetzt war, erwies es sich als notwendig, in Zusammenhang mit phototactischen Eigenschaften der Tiere, auf die ich später genauer eingehe, ihnen gegen das seitlich einfallende Licht einen Schutz zu bieten; deshalb wurde gewöhnlich eine Ecke des Aquariums durch eine davor gestellte undurchsichtige Platte verdunkelt. Nach einiger Zeit aber entwickelte sich regelmäßig eine so starke Algenvegetation an der Lichtseite, daß in dem Aquarium nur stark gedämpftes Licht herrschte und die Herstellung eines besonders dunklen Schlupfwinkels überflüssig wurde. Ein so eingerichtetes Aquarium will ich im folgenden kürzehalber als „Naturaquarium“ bezeichnen.

Setzt man einen oder mehrere Zwergwelse in ein solches Aquarium ein, so sind sie zunächst unruhig und brauchen eine gewisse Zeit, um sich an die Bedingungen ihrer Umgebung zu gewöhnen. Oft nach einigen Stunden, sicher aber am nächsten Tage, haben sie eine gleichmäßige Lebensweise aufgenommen. Sie liegen während des Tages ganz still an einer möglichst dunklen Stelle des Aquariums auf dem Boden, in einer noch zu beschreibenden Stellung. Ihre Unbeweglichkeit wird nur unterbrochen, wenn sie von irgendeinem wenn auch schwachen Reiz getroffen werden. Es kommt zwar oft genug vor, daß ein Wels auch untertags die Ruhelage aufgibt, ohne von einem für uns wahrnehmbaren Reiz beeinflußt zu sein; aber eine etwa periodische Wiederkehr dieser Bewegungen,

wie sie bei manchen Wirbellosen festgestellt worden ist, konnte ich niemals beobachten.

Bei beginnender Dämmerung, an Tagen mit trübem Wetter auch schon früher, verlassen die Zwergwelse die Stelle, wo sie tagsüber ruhig gelegen haben. Sie bewegen sich von da ab in einer ebenfalls noch zu beschreibenden Weise durch das ganze Aquarium umher, indem sie sich meist in der Nähe des Bodens halten und höhere Wasserschichten nur wenig aufsuchen. Ist die Dämmerung bis zu einem gewissen Grade vorgeschritten, so findet keine Steigerung ihrer Bewegungsintensität mehr statt; auch im Dunkeln findet man die Tiere dann gewöhnlich in der gleichen Bewegung begriffen.

Man gewinnt bei der Beobachtung des *Amiurus* im Naturaquarium den Eindruck, daß es sich um einen am Boden der Gewässer lebenden Fisch handelt, welcher während der Dämmerung und zur Nachtzeit eine erhöhte Lebenstätigkeit aufweist. Dieser Befund steht mit den oben angeführten Nachrichten über das freilebende Tier im Einklang.

Wir haben schon gesehen, daß die Zwergwelse überall, wo sie vorkommen, ihr Verbreitungsgebiet sehr dicht besiedeln; es dürfte also keine wesentliche Abänderung ihrer Lebensbedingungen bedeuten, wenn man in einem größeren, naturgemäß eingerichteten Aquarium ihrer mehrere hält; dagegen schien es mir bei der Prüfung der Sinnesreaktionen geboten, in den Versuchsaquarien jeweils nur ein einzelnes Exemplar zu haben. (Nur bei einigen Versuchen, die ich unter möglichster Wahrung der natürlichen Verhältnisse ausführen wollte, war eine größere Anzahl gleichzeitig Versuchsobjekt, und auch bei der Ermittlung des Einflusses der gegenseitigen Berührung der Tiere mußten es natürlich mehrere sein.) — Unterwirft man nämlich mehrere Tiere gleichzeitig einer Kombination von Versuchsbedingungen, so sind während der Reaktion die Störungen, die sie sich gegenseitig bereiten, manchmal sehr bedeutend, ohne daß der Beobachter das im einzelnen feststellen könnte. Unter diesen Umständen ist die Isolierung vor Versuchsbeginn gleichbedeutend mit der Ausschaltung einer nicht zu unterschätzenden Fehlerquelle.

Meine Beobachtungen an den Fischen im Naturaquarium haben mich bald zu der Annahme geführt, daß der Zwergwels auch außerhalb der Brutzeit an irgendeiner Stelle seines Wohnkreises ein Standquartier besitzt, von dem aus er seine Streifzüge unternimmt

und zu dem er stets wieder zurückkehrt, ähnlich wie das bei manchen anderen Fischen, häufiger aber bei Amphibien beobachtet worden ist. Diese „Wohnung“ besteht aus einer stets deutlich erkennbaren und gewöhnlich von den Tieren selbst verursachten Veränderung des Bodengrundes.

Im einfachsten Falle stellt sie sich dar als flache, etwa kreisrunde Grube, welche an einer dazu geeignet erscheinenden Stelle des Bodens von einem Tier oder auch von mehreren zusammen angelegt wird. Der Ort der „Wohngrube“ muß mehrere besondere Eigenschaften aufweisen. Er muß gegen direkten Lichteinfall geschützt sein, möglichst tief am Boden liegen, und in seiner unmittelbaren Nachbarschaft, entweder gerade darüber oder dicht daneben, müssen sich feste Gegenstände, Pflanzenbüschel u. a. m. befinden, die ein in der Grube liegender Fisch mit irgendeinem Teil seiner Körperoberfläche berühren kann. Die Wohngruben, die ich in den Naturaquarien beobachtete und auf die ich im einzelnen sogleich zurückkommen werde, hatten diese drei Eigenschaften gemeinsam.

Wie bei den im Dienste der Fortpflanzung stehenden Nestbauten tritt auch bei der Anlage solcher Wohngruben deutlich die Tendenz hervor, vorhandene Gelegenheiten „auszunutzen“. So werden beispielsweise die Ecken des Aquariums bevorzugt, an denen ja mit der Bodenebene noch zwei Wände zusammentreffen, welche seitliche Berührung ermöglichen; oder die Grube wird unter einem dichten Pflanzengewirr angelegt, das die Fische dann beständig mit den Stirnbarteln oder der Rückenflosse berühren. Diese Verhältnisse werden bei der Besprechung der Tangoreception Gegenstand einer genaueren Untersuchung sein müssen.

Die Wohngruben, die die Fische in meinen Aquarien anlegten, waren, etwas verschieden zwar, in der oben angedeuteten Weise gebaut. Die Anlage einer solchen Grube geht etwa so vor sich. Einer von den Fischen wird durch verschiedenartige Reize dazu veranlaßt, sich an einer bestimmten Stelle des Aquariums tagsüber aufzuhalten. Er entfaltet dann an dieser Stelle bald eine charakteristische Tätigkeit: er beginnt damit, in einer kurzen Spanne Zeit häufige Wendungen am Ort auszuführen, bald nach links, bald nach rechts, gewöhnlich aber öfter nach einer Seite. Nachdem er dies kurze Zeit fortgesetzt hat, beginnt er, dazwischen auf derselben Stelle auch rückwärts zu wenden, mit der Schwanzflosse voraus; die Brustflossen schlagen dabei nach vorn, die Rückenflosse schwankt langsam hin und her, und die Schwanzflosse, deren Muskulatur auf

einer Seite scharf kontrahiert ist, steuert den Körper in ganz engem Kreise herum; der untere freie Rand der Afterflosse aber wird nach der nicht kontrahierten Seite des Schwanzstiels hinübergebogen. Indem er dabei den Grund stark streift, wirft er eine gewisse Menge Sand und lockere Partikel zur Seite nach außen. Ebenso treiben die Bewegungen der Brustflossen, welche abwechselnd nach vorn und hinten schlagen, Bodenbestandteile fort, und die Bauchflossen, welche in der Nähe der (vertikalen) Drehungsachse liegen und nach den Seiten pendelnde Ruderbewegungen ausführen, schaffen etwas Material auch direkt seitlich aus der Vertiefung heraus, welche sich nun schnell unter dem Körper des Fisches bildet: der Anfang der Grube ist damit vorhanden (Fig. A).

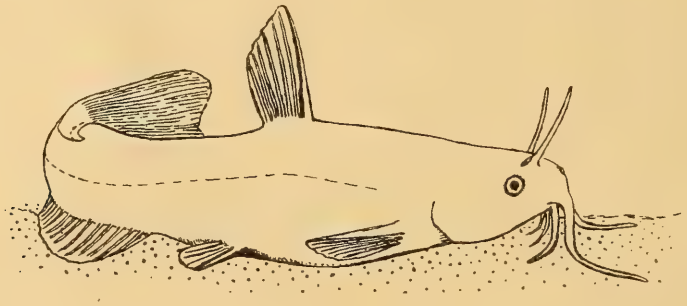


Fig. A.

Amiurus nebulosus beim Grubenbau; das Tier wendet nach hinten, indem es sich auf die großen Außenbarteln stützt.

Ihre Fertigstellung erfolgt ohne Änderung des Verfahrens, aber unterbrochen von immer länger werdenden Pausen, die der Fisch ruhig in der Grube liegend zubringt; den ersten Teil der Arbeit, etwa bis zum Auftreten einer sichtbaren Vertiefung, scheinen die Tiere ziemlich hintereinander auszuführen. Die fertige Grube ist auf Grund der beschriebenen Arbeitsweise im allgemeinen kreisrund und schätzungsweise nicht tiefer vom Rand zur Mitte als höchstens 3 cm. Das hängt übrigens ebenso wie der Durchmesser von der Größe des Fisches ab, der sie baut. Jedenfalls entspricht der Durchmesser der Länge des darin liegenden Fisches; dessen Barteln und Schwanzflossensaum liegen dem Rand an zwei diametral entgegengesetzten Stellen auf. Im Innern der Grube tritt der mehr oder weniger feste Sand des Bodengrundes zutage; alle Fremdkörper, die in der Schlammschicht steckend sonst den Boden bedecken, sind beim Grubenbau hinausbefördert worden und bewirken zusammen mit dem hinausgeschleuderten Sand, daß der Rand der Grube ein

wenig über der Höhe des umgebenden Aquariengrundes liegt (s. Fig. B).

Als häufigsten Fall glaube ich annehmen zu sollen, daß ein Fisch allein eine Grube baut. Wenn man aber mehrere, vielleicht etwas verschieden große Fische in einem Naturaquarium hält, hat man oft Gelegenheit zu beobachten, daß nacheinander mehrere Tiere sich in die entstehende Grube legen und in gleicher Weise — durch immer wiederholtes Wenden auf der Stelle, teils vorwärts, teils rückwärts — daran weiterbauen, wie der erste begonnen hat. In solchen Fällen entspricht dann die fertige Wohngrube in ihren Abmessungen der Größe des größten Fisches, der daran mitgebaut hat; die kleineren Tiere, die vielleicht noch später daran arbeiten, schaffen trotz ihres Hin- und Herwendens das Bodenmaterial dann nicht mehr bis über den Grubenrand hinaus, sind also nicht imstande, die Umrisse der Grube durch ihre zentral ansetzende Arbeit noch zu verändern. — Da die Zwergwelse in der Freiheit vermutlich in großer Anzahl beieinander leben, halte ich das Vorkommen eines solchen Grubenbaues zu mehreren auch im freien Zustande für nicht gerade unwahrscheinlich.

Es wurde schon erwähnt, daß im Aquarium befindliche Gegenstände, welche durch ihr Vorhandensein dem Tier irgendeinen Reiz setzen, dadurch veranlassen können, daß sie in den Grubenbau einbezogen werden. Dabei zeigt sich, daß das Aussehen der fertigen „Wohnung“ unter Umständen erheblich von dem Schema der einfachen Wohngrube abweichen kann. Dementsprechend wird die Bauarbeit, die der Fisch zur Herstellung seines Nestes zu leisten hat, größer oder geringer sein als bei der Anlage einer gewöhnlichen Wohngrube. Der fertige Bau macht dann manchmal einen vollkommeneren Eindruck, da er den Bewohner gleichzeitig gegen verschiedenartige Reize schützen kann; man darf aber diesem Einbeziehen von Gegenständen in den Bau keine finale Bedeutung unterschieben, da es an sich ebensogut möglich ist, daß der betreffende Gegenstand die Anlage einer Wohnung an dieser Stelle hindert und der Fisch, vielleicht nach vergeblichem Versuch, wo anders zum Bau schreitet.

Einige charakteristische Fälle von solchen abweichenden Anlagen seien im Folgenden noch beschrieben.

Von Anlagen, wo unter Zuhilfenahme eines zufällig sich bietenden Gegenstandes bedeckte Gruben gebaut wurden, erwähne ich zwei:

1. In ein Naturaquarium, das mit zwei ziemlich kleinen Exem-

plaren von *Amiurus* besetzt war, gab ich eine Tonröhrenscherbe, die ich so in den Boden steckte, daß ihre konkave Seite schräg nach unten gegen den Grund sah; der obere freie Rand befand sich rund 4 cm über dem Boden. Dadurch wurde eine kleine Höhle hergestellt, die so zum Licht orientiert war, daß ein darin befindliches Tier keinen direkten Lichteinfall bekam (s. Fig. C). Die Höhle wurde sogleich angenommen; der betreffende Fisch arbeitete auf dem Boden unter der

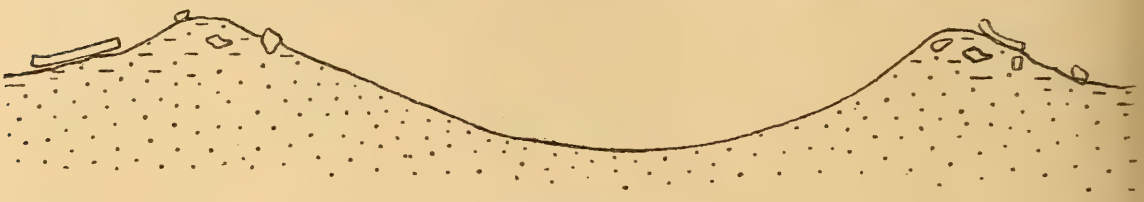


Fig. B.

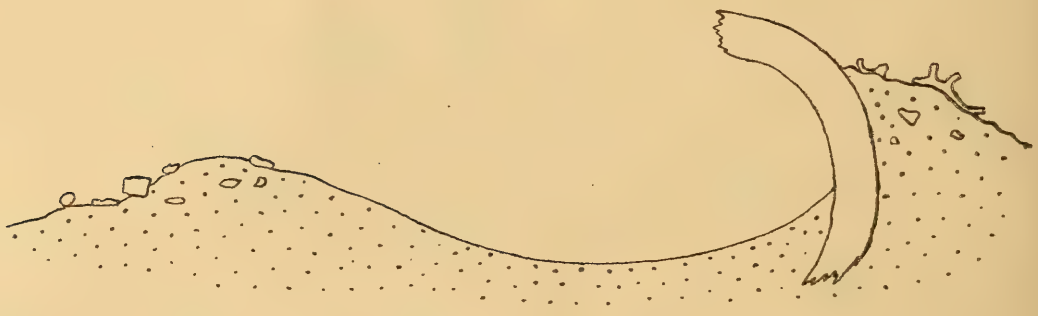


Fig. C.

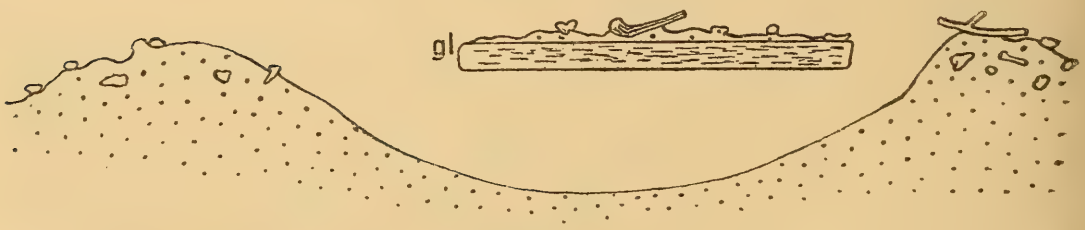


Fig. D.

Fig. B, C, D. Schematische Querschnitte durch Wohngruben.
B offene, C halb gedeckte, D gedeckte Grube. *gl* der Glasstreifen, links und rechts die beiden Öffnungen.

Scherbe mit Hin- und Herwenden, bis er ihn noch etwas vertieft hatte. Dann legte er sich in der fertigen Wohnung in Ruhestellung hin, indem er sich ganz im Innern der Höhle der Länge nach an die konkave Innenseite der Tonscherbe andrückte — ein Umstand, der später noch Beachtung erfordern wird. Häufig befanden sich beide Insassen des Aquariums in dem neuen Schlupfwinkel, dann lagen

sie parallel dicht nebeneinander, aber in entgegengesetzter Richtung (Kopf des einen neben Schwanz des andern) in der Höhle, der vordere mit Schnauze und Schwanzflossensaum schon nicht mehr ganz unter dem Schutz des Röhrenstücks.

2. Im Zusammenhang mit der Durchlüftung eines größeren Beckens hatte ich einen rechteckigen Glasstreifen, 20 cm lang und 4 cm breit, auf dessen Boden gelegt. Einige Zeit später fand ich, daß von den 9 Fischen, welche dieses Becken damals bewohnten, die Mehrzahl sich in einer Höhlung aufhielt, die zum größeren Teil unter dem Glasstreifen gelegen war. Die Tiere mußten diese Höhlung selbst angelegt haben (ich hatte sie aber nicht dabei beobachtet). Sie lag nahe dem einen Ende des Streifens, ihr Durchmesser übertraf aber dessen Breite etwas, so daß die Höhle sich auf beiden Seiten des Glasstreifens nach außen und oben öffnete. Die eine Öffnung war ziemlich groß und ungefähr halbkreisförmig, und hier schwammen die Fische aus und ein, die andere schmal, fast schlitzförmig; die letztere wurde von den Fischen nicht passiert. Dagegen sah ich oft, daß von den in der Höhle befindlichen Tieren viel Sand, Pflanzenteilchen und Schmutz durch die schmale wie durch die breite Öffnung nach außen befördert wurden; auch das Glas über dieser Grube war mit umhergewirbeltem Sand und anderen Bodenbestandteilen dicht bedeckt (Fig. D).

Welche Umstände die Tiere zum Bau dieser überdeckten Grube veranlaßt hatten, konnte ich zunächst nicht ermitteln. Erst die Analyse der stereotactischen Erscheinungen machte es wahrscheinlich, daß auch die geringste zufällige Bodenmulde neben dem Glasstreifen genügte, um die Fische dort festzulegen und an dieser Stelle zum Bau einer Wohngrube zu veranlassen, die noch während ihrer Fertigstellung allmählich bis über die Hälfte unter den Glasstreifen verschoben wurde.

Von den Übergangsformen zwischen den runden offenen und den gedeckten Wohngruben, wie sie durch die im Aquarium nun einmal unvermeidliche Beschränkung des Lebensraums mitunter bedingt wurden, sind die Anlagen der Tiere hervorzuheben, welche in den Versuchsaquarien Wohngruben bauten. Die Versuchsaquarien enthielten im Gegensatz zu den Naturaquarien nur einfachen Sandgrund und keine Pflanzen; in ihnen wurden die Gruben regelmäßig in einer Ecke angelegt. Die Technik während des Bauens ist in dieser Beziehung in manchen Punkten abgeändert, denn ein Umwenden auf der Stelle ist wegen der Nähe der beiden Aquarien-

wände schlecht möglich. Statt dessen schraubt sich der Fisch sozusagen durch abwechselndes Herumlegen der Schwanzflosse rückwärts immer weiter in die Ecke hinein, bis er im Winkel zwischen den Wänden angekommen ist. Das Bodenmaterial schafft er durch Vorwärtsarbeiten der Brustflossen hinaus. Ich würde auf eine so unbedeutende Modifikation nicht weiter eingehen, wenn das Tier nicht gerade bei dieser Baumethode seine großen Barteln in einer sehr charakteristischen Weise benutzte, die man kaum erwarten sollte; es stützt sich nämlich besonders mit den Außenbarteln des Oberkiefers fest auf den Rand der in Arbeit befindlichen Grube auf und schiebt sich so förmlich mit einem gewissen Druck (unter Zuhilfenahme der vorwärts arbeitenden Brustflossen) in die Ecke hinein. Da man (besonders nach den Beschreibungen amerikanischer Autoren) gewohnt ist, die Barteln des *Amiurus* einzig und allein als Träger von Sinnesorganen zu bewerten, überrascht diese Beobachtung, welche ich regelmäßig wieder gemacht habe, um so mehr als man nicht denken sollte, daß das Tier gegen die mechanische Beanspruchung des Epithelgewebes (Druckwirkungen, Reibung) in den Barteln so unempfindlich ist, wie es nach dieser Verwendung offenbar der Fall sein muß. Allerdings sieht man auf Schnitten durch die Barteln gewöhnlich auch keine Verletzungen der obersten Epithelzellenreihe, so daß das kleinzellige, kubische Epithel, das in dicker Lage die Hülle der Barteln nach außen bildet und in dem die Sinnesknospen (terminal buds) zahlreich wie in passenden Höhlungen mit dem spitzen Ende nach außen stecken, tatsächlich sehr widerstandsfähig sein muß; wahrscheinlich hilft schnelle Regeneration dazu, allenfalls entstandene Schäden in diesem Gewebe prompt auszugleichen.

In den geschilderten Fällen war der Wohnungsbau beeinflußt vom Vorhandensein eines festen Gegenstandes, welcher als Wand einer Wohnhöhle oder als Decke einer Grube in die Anlage einbezogen wurde. Die Arbeit der Tiere wurde dadurch modifiziert, zum Teil auch verringert. Es bleibt noch übrig, die Reihe der hierüber gemachten Beobachtungen nach zwei Seiten abzuschließen. Erstens kann man in einem mit mehreren großen Steinen belegten Aquarium gelegentlich feststellen, daß kein Fisch darin auch nur einen Versuch zum Wohnungsbau unternimmt, sondern daß ein jeder sich einfach zwischen zwei Steinen, die der Form ihrer Oberfläche nach dazu geeignet sind, in Ruhelage festsetzt (auch dieser Fall muß bei der Frage nach dem stereotactischen Verhalten des *Amiurus* berücksichtigt werden). — Dann aber verdient das Benehmen der

Tiere bei der Verwendung von Röhren verschiedenen Materials besonderes Interesse. Bekanntlich suchen viele Bodenfische, wenn man ihnen eine Tonröhre in ihren Behälter legt, diesen Schlupfwinkel mit Vorliebe auf; man kann sogar öfters feststellen, daß sie schwer zum Verlassen einer solchen Röhre zu bewegen sind. Es lag deshalb nahe, durch Versuche zu ermitteln, wie sich der gruben- und höhlenbauende *Amiurus* gegenüber einer solchen künstlichen Hilfe verhalten würde. Ich verwendete zu diesen Versuchen Tonröhren mit ziemlich dicker Wandung, von 4,5 cm lichter Weite und etwa 15 cm Länge. Sie wurden sogleich als Wohnung angenommen und, solange sie sich im Aquarium befanden, nur zur Nahrungssuche verlassen. Welche Reize im einzelnen die Zwergwelse dazu brachten, so fest in der Röhre zu bleiben, wird bei der Besprechung einiger Reizinterferenzen gesagt werden, bei deren Analyse sich die Verwendung von Röhren als sehr vorteilhaft erwiesen hat.

Daß die ganze hier geschilderte Tätigkeit der Zwergwelse von den amerikanischen Beobachtern bisher nicht zusammenhängend studiert und beschrieben worden ist, scheint mir zurückführbar auf die Erschwerung der direkten Beobachtung gerade solcher Vorgänge in der freien Natur: wer einmal versucht hat, die Lebensgewohnheiten eines unserer einheimischen Bodenfische im Freien zu studieren, wird wissen, mit welchen Hindernissen eine solche Beobachtung zu kämpfen hat. Gerade mit aus dem Grunde aber bietet diese Tätigkeit des *Amiurus* Anlaß darauf hinzuweisen, daß die vielleicht nicht ausgiebig genug angewandte Haltung der Versuchstiere unter Berücksichtigung der Lebensbedingungen ihres natürlichen Wohngebietes über manche Lebensgewohnheiten in befriedigender Weise Aufschluß geben kann.

Stellungen und Bewegungsformen.

Ruhestellung.

Der Zwergwels nimmt seine typische Ruhestellung am häufigsten auf dem Boden des Aquariums, entweder in seiner Wohngrube oder, wenn er keine gebaut hat, in einer dunklen Ecke oder in einem künstlich gegen Licht abgeblendeten Schlupfwinkel an.

Er berührt dabei die Unterlage mit den Maulbarteln, mit den Rändern beider Bauchflossen, mit der Analflosse in etwa zwei Drittel ihrer ganzen Länge und mit dem unteren Rande der Schwanzflosse.

Auch die Körperhaut der Bauchgegend, vom Beginn des Magens etwa bis zum Ansatz der Ventralflossen, liegt dem Boden auf. Der Rumpf wird gerade gestreckt gehalten, doch ist dicht vor dem Schwanzansatz häufig die Muskulatur einer Seite etwas kontrahiert: der Schwanz ist leicht nach rechts oder links gedreht.

Was die Flossen betrifft, so wird die Rückenflosse etwas nach hinten zusammengelegt, so daß der erste Strahl einen Winkel von schätzungsweise 140° mit der aufsteigenden Rückenlinie bildet (Taf. 6 Fig. 1). Auch die Schwanzflosse wird nicht ausgebreitet gehalten, sondern ohne Muskelspannung sinken gelassen, so daß besonders in der unteren Hälfte die einzelnen Strahlen sehr dicht parallel übereinander liegen. Die Flächen der Rücken- und Schwanzflosse stehen dabei nicht genau senkrecht in der Medianebene des Tieres; sie bilden vielmehr eine leichte Wölbung bald nach der einen, bald nach der anderen Seite. Die Analflosse wird sagittal gehalten und erscheint in der Längsrichtung etwas zusammengedrückt, weil ein Teil des Körpers sich darauf stützt. Die paarigen Flossen, deren Muskulatur sich auf beiden Seiten in gleichem Spannungszustand zu befinden scheint, sind ziemlich weit nach hinten gedreht. Der erste, starke Strahl der Brustflossen steht in spitzem Winkel vom Körper ab; die Fläche dieser Flossen ist schlapp und hängt mit dem Rande etwas nach unten und innen. Infolge des unter dem Kiemendeckel hervortretenden Atemstroms, der in nahezu horizontaler Richtung am Körper des Tieres nach hinten streicht, bewegt sich der Rand der Brustflossen leicht auf und nieder, besonders wenn der Fisch aus irgendeinem Grunde etwas schneller und heftiger atmet. Die Bauchflossen endlich werden so gehalten, daß ihr erster Strahl schräg nach außen und unten gerichtet ist, während die Fläche etwas nach innen und oben verläuft.

Wie die Barteln während der Ruhelage gehalten werden, ist ziemlich verschieden, je nach der Art und der Festigkeit des Bodens, auf dem der Fisch liegt. Die Stirnbarteln, die ja überhaupt nur passive Beweglichkeit zeigen (z. B. gegenüber dem Wasserdruck beim Vorwärtsschwimmen), werden stets ziemlich gerade aufwärts gestreckt gehalten. Die an ihrem Grunde auf der Hinterseite gelegenen hinteren Öffnungen der Nasalorgane sind ebenso wie die vorderen weit geöffnet. Das ist, wie wir durch G. H. Parker's Versuche wissen, notwendig, damit beständig eine Wasserströmung durch die „nasal chambers“ in der Richtung von der vorderen zur hinteren Öffnung streichen kann. Sie wird aufrecht erhalten durch

Flimmerepithel, das die Nasalkammern auskleidet und so die chemischen Fernreceptoren mit stets neuen Wasserteilen in Berührung kommen läßt. Die vier kürzeren Barteln des Unterkiefers werden bei unnachgiebigem, festem Sandboden — gewöhnlich z. B. in der fertigen Grube und in der Tonröhre (s. Fig. 2, Taf. 6) — leicht dagegen angedrückt; ihre Spitzen zeigen dabei nach hinten und die des äußeren Paares etwas nach außen. Bei weichem, mit verfaulenden Stoffen bedecktem oder aus Schlamm zusammengesetztem Boden sind sie nicht gebogen, sondern stecken, mit den Spitzen gerade nach unten gerichtet, im Schlamm. Die großen Barteln des Oberkiefers werden seitlich ausgestreckt und liegen mit dem distalen Ende, etwa mit dem letzten Drittel, manchmal bis zur Hälfte, dem Boden auf, dringen aber gewöhnlich nicht in ihn ein.

Wenn der *Amiurus* auf dem Boden seines Behälters in Ruhestellung liegt, so befinden sich Kopf und Schwanz zumeist in gleicher Höhe; man kann jedoch gelegentlich beobachten, daß die Ruhestellung auch in schräger Lage eingenommen wird, zwischen Pflanzen und Steinen, oder indem sich das Tier mit dem Bartelkranz gegen eine Wand des Behälters legt und sich dann gelegentlich nur auf die Schwanzflosse stützt, ja in steiler Haltung förmlich auf ihr steht. Ich muß aber bezweifeln, daß diese letztere Beobachtung sich auf Tiere unter normalen physiologischen Bedingungen bezieht; etwa beginnender Sauerstoffmangel und besonders die stereotactischen Reize, welche von den Aquarienwänden ausgeübt werden, sind bei der Beurteilung zu berücksichtigen; tatsächlich lehrte die Erfahrung, daß blinde Tiere, oder sonstwie eines Teiles ihrer Sinnesorgane beraubte, mehr dazu neigen, in schräger Lage in Ruhestellung zu gehen, als normale. Übrigens ist die Schrägstellung in all diesen Fällen stets so zu verstehen, daß der Kopf aufwärts gerichtet ist. Ich habe nie gesehen, daß eines meiner Versuchstiere bei abfallendem Grunde sich mit dem Kopf nach unten gerichtet orientiert hätte.

Suchbewegung.

Die Ruhelage behält der Zwergwels tagsüber solange bei, wie er nicht durch bedeutendere Veränderungen in seiner Umgebung und über einen gewissen Schwellenwert hinaus in irgendeiner Weise gereizt wird. In diesem Fall verläßt er seine Stellung, nachdem er unter bestimmten Voraussetzungen seine Tätigkeit mit einer besonderen Einleitungsreaktion begonnen hat.

Die häufigste Bewegungsform des *Amiurus* läßt sich etwa so beschreiben. Der Fisch schwimmt ziemlich dicht über den Boden hin und hält dabei gewöhnlich den Kopf etwas tief, so daß die vier Barteln des Unterkiefers den Grund mit ihren Spitzen berühren oder sogar auf ihm schleifen. Auch die großen Seitenbarteln berühren ihn öfters, sie werden beständig aktiv vor- und rückwärts bewegt, häufig, besonders bei den Wendungen, wird die eine stärker nach vorn geschwungen als die andere; die übrigen Barteln bewegt der Fisch nicht aktiv. Während der Vorwärtsbewegung wird der Antrieb von der Schwanzflosse geleistet; die Längsmuskulatur des Körpers kontrahiert sich wechselseitig so, daß sich „symmetrische Teile jeweils in entgegengesetzter Spannung befinden" (Steinmann). So entsteht die Wellenfolge, die Steinmann als Grundtypus der Schwimmbewegungen des Fischkörpers allgemein bezeichnet. Die Amplitude der Wellen nimmt natürlich nach der Schwanzflosse zu; der Kopf und der vordere Teil des Körpers bis etwas vor dem Bauchflossenansatz bilden ein starres Ganzes, das bei der Bewegung nur leicht hin- und herpendelt. Die paarigen Flossen werden während des Schwimmens im freien Wasser wenig bewegt; die Ebene der Brustflossen liegt dabei horizontal, der erste Strahl bildet mit dem Körper einen etwas weniger stumpfen Winkel als in der Ruhelage. Die Bauchflossen und die Afterflosse machen die Wellenbewegung des Hinterkörpers als Ganzes mit; die Rückenflosse ist dauernd ziemlich aufgerichtet. Die Brustflossen treten aber jedesmal in Tätigkeit, wenn die Bewegung in Richtung oder Intensität verändert wird. Der Fisch dreht sie nach unten, wenn er die Bewegung vor einem Hindernis verlangsamt oder haltmacht, und führt abwechselnd mit beiden Brustflossen Ruderbewegungen aus, wenn er mit kurzem Krümmungsradius wendet. Im übrigen werden die Wendungen während des Schwimmens durch verschieden starke Ausschläge der Schwanzflosse reguliert. Rücken- und Afterflosse werden bei jeder Wendung ein wenig nach außen gedreht. Wendet das Tier also z. B. nach rechts, so drückt sich der Rand der Afterflosse und der hintere freie Rand der Rückenflosse etwas nach links heraus. Diese Flossenstellung tritt jeweils nur für einen kurzen Augenblick ein.

Die Richtung wird beständig gewechselt, die Tiere schwimmen fast nie geradeaus. Dabei ist die Gesamtbewegung ziemlich langsam; der *Amiurus* schwimmt überhaupt nicht besonders gut und selten schnell, wie es scheint z. T. in Zusammenhang mit dem bedeutenderen Wasserwiderstand, den die transversale Ausdehnung des Bartel-

apparats bewirkt. Als eine gewisse Kompensation dafür sehe ich die besonders kräftige Ausbildung der Caudalis an, die ihm seinen Namen verschafft hat.

Man hat den Eindruck, daß der Fisch in dieser Bewegungsform sein Wohngebiet förmlich absucht. — Denkt man sich die Spitzen der Barteln durch Linien verbunden, etwa wie Fig. E zeigt, so erhält man eine trapezähnliche Figur, die den Raum begrenzt, innerhalb dessen während der „Suchbewegung" Beutetiere oder andere Gegenstände mit großer Wahrscheinlichkeit in den Wirkungsbereich der Nahreceptoren (gustatory organs) auf den Barteln kommen müssen. Die Fig. E, welche dieses Viereck von vorn gesehen zeigt, läßt nicht erkennen, daß es von verschiedener Größe sein wird, je nachdem die Barteln sämtlich, wie in der Ruhestellung, ziemlich ausgestreckt sind oder, wie beim Vorwärtsschwimmen, etwas zurückgebogen werden. Am größten ist seine Ausdehnung bei langsamer Suchbewegung. Eine derart weitgehende Ausbildung des Bartelapparats, wie sie hier vorliegt, ist also, verbunden mit der geschilderten Form der Suchbewegung, final von großer Bedeutung, weil einmal der Fisch fortlaufend mit neuen Teilen seiner Umgebung in Berührung kommt und dadurch erst befähigt wird, seine Nahrung zu finden: andererseits ist ihm die Annäherung an Feinde oder gefährliche Gegenstände seines Wohngebiets so früher wahrnehmbar gemacht. Mit der Bedeutung dieser Bewegungsform für die Nahrungssuche steht auch in Übereinstimmung, daß die Suchbewegung viel weniger charakteristisch ausgeführt wird, wenn der Fisch etwa gerade seinen Bedarf an Nahrung gedeckt hat, während umgekehrt längeres Hungern eine Steigerung der Geschwindigkeit und eine intensivere Durchführung der Einzelbewegungen dabei zur Folge hat (Fig. E).

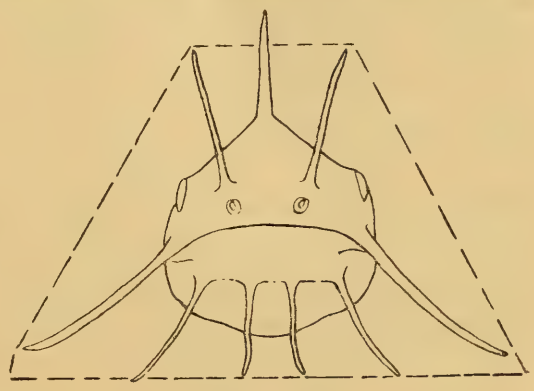


Fig. E.
„Fronttrapez" während der Suchbewegung.

Solange der *Amiurus* sich in der Ruhelage befindet, regt er keines seiner Bewegungsorgane.

Es gehen aber auch während dieser Zeit verschiedene äußerlich wahrnehmbare Bewegungen vor sich, und zwar an verschiedenen Organen. Betrachten wir zunächst die Bewegungen der Augen

welche scheinbar eine biologisch wichtige Eigentümlichkeit darstellen und während der Ruhelage sehr schön zu beobachten und zu registrieren sind.

Bewegungen der Augen am ruhenden Tier.

Die Augen des *Amiurus* sind in kurzen ungleichmäßigen Zwischenräumen eigentlich beständig in Bewegung; sie werden um die vertikale Achse des Bulbus in der Horizontalen hin und her gedreht. Die Bewegungen erfolgen dabei gleichzeitig und entgegengesetzt für beide Augen: beide werden um schätzungsweise 40° nach rechts oder nach links gedreht. Wenn das linke Auge also möglichst weit nach vorn blickt, ist das rechte möglichst weit nach hinten gerichtet. Die Bewegungen geschehen ruckweise; oft zerfällt die ganze Drehung in zwei (selten in drei) Einzelbewegungen, von denen gewöhnlich die erste den größeren Winkel umfaßt; man hat in diesem Falle leicht den Eindruck, als ob die zweite, kleinere Bewegung lediglich korrigierende Bedeutung habe — natürlich eine Täuschung, da die „Korrektion" ja stets im Sinne einer Weiterdrehung erfolgt. Häufig umfassen die beiden Einzelbewegungen aber auch etwa den gleichen Winkel; dann macht die Augachse etwa in seitlicher Richtung halt. Da die Seiten des Kopfes bei jungen Zwergwelsen fast gar nicht nach vorn konvergieren, sondern im allgemeinen bis zur Ansatzhöhe der großen Seitenbarteln parallel verlaufen — daher der plumpe Eindruck des breiten Kopfes („bullhead") —, divergieren die verlängerten Augachsen um einen sehr stumpfen, fast einen gestreckten Winkel (Fig. F).

Konstruiert man wie in dieser Figur die Richtung der Augachsen in den verschiedenen nacheinander durchlaufenen Augenstellungen, so ergibt sich, daß ein binokuläres Gesichtsfeld nach vorn nicht zustande kommen kann. Die Augachsen bilden in allen gezeichneten Stellungen nahezu denselben Winkel, der wenig kleiner als zwei Rechte ist. Da nun der Gesichtswinkel eines Kammerauges niemals den Wert von zwei Rechten erreichen kann, wäre zur Ermöglichung binokulären Sehens eine symmetrisch konvergente Augenbewegung Voraussetzung, die eben hier fehlt. Man kann mit großer Wahrscheinlichkeit also sagen, daß das Gesamtgesichtsfeld des Zwergwelses bei jeder einzelnen Stellung der Augen panoramisch ist und aus zwei Teilen, einem rechten und einem linken besteht, welche in der Richtung der nach vorn verlängerten Körperachse durch einen Abschnitt getrennt werden, der nicht von beiden Augen gleichzeitig übersehbar ist; — genauere

Winkelgrößen der Gesichtsfeldabschnitte würden sich nur durch perimetrische Messungen ermitteln lassen, die ich aus äußeren Gründen nicht anstellen konnte. Durch die beschriebenen Horizontalbewegungen der Augen werden die beiden Teilgesichtsfelder in der Weise hin und her verlegt, daß in einer Bewegungsperiode fast der ganze Umkreis erfaßt wird.

Außer den horizontalen, um die vertikale Achse ausgeführten Drehbewegungen erfolgen aber auch vertikale Bewegungen der Augen, und zwar beider Augen gleichzeitig nach unten. In dem Augenblick, wo eine solche Abwärtsdrehung des Augapfels erfolgt, stehen die Augen gewöhnlich zwischen zwei Vor- oder Rückwärtsbewegungen in der Mitte des durchmessenen Bogens. Diese vertikalen Bewegungen dauern nur ganz kurz, weniger als eine Sekunde, dann kehren die Augäpfel in die normale Horizontalstellung zurück.

Um die Häufigkeit dieser beiden Arten von Augenbewegungen und ihr Verhältnis zueinander zu ermitteln, stellte ich bei verschiedenen von meinen Tieren Zählungen an, welche ergaben, daß die horizontalen Bewegungen durchschnittlich 13—17mal in der Minute erfolgen. Dabei findet ein wellenförmiges An- und Absteigen zwischen diesen oberen und unteren Durchschnittswerten (und etwas darüber hinaus) statt; die Länge einer solchen Welle fand ich zwischen 4 und 6 Minuten. Eine genaue Messung dieser Periodizität sowohl wie der Frequenzen für die Augenbewegungen dürfte nur möglich sein, wenn es gelänge, diesem so sehr empfindlichen Tier eine automatische Registriervorrichtung so anzupassen, daß die Ruhestellung nicht unterbrochen wird; doch geben schon die Zählungen, von denen ich hier eine kurze Tabelle gebe, ein ungefähres Bild dieser Verhältnisse.

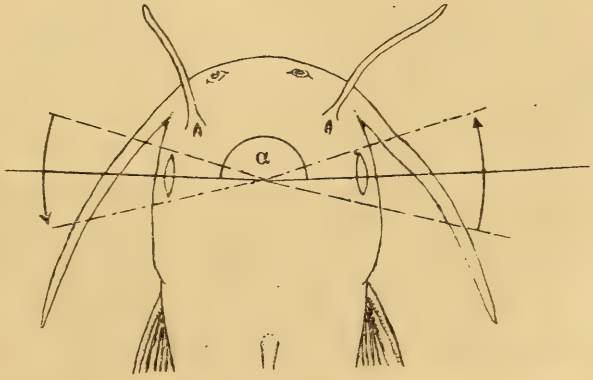


Fig. F.
Horizontale Augachsenschwenkung.

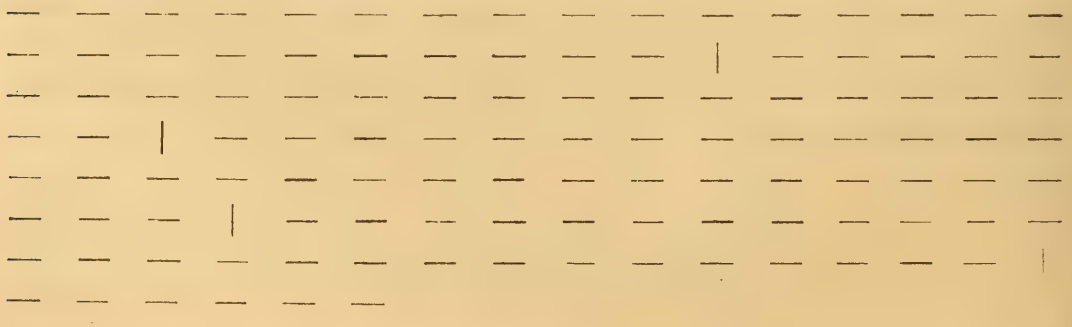
Tabelle I.

Frequenzen der horizontalen Augenbewegungen.
Minutenweise fortlaufende Zählung.

Minutenzahl nach Beginn	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Versuchstier No. 1	12	13	15	16	13	12	14	15	15	15
„ „ 1	16	15	16	13	15	14	13	13	14	15
„ „ 1	17	13	17	18	17	12	15	17	—	—
„ „ 1	18	14	12	15	12	17	14	15	—	—
„ „ 2	16	17	16	13	13	14	16	18	15	15
„ „ 2	16	17	14	15	16	16	13	15	14	14
„ „ 2	15	16	16	15	16	15	—	—	—	—
„ „ 4	14	16	14	15	13	15	—	—	—	—
„ „ 4	15	18	10	12	10	13	—	—	—	—

Da die Aufeinanderfolge der horizontalen Augenbewegungen durch das Auftreten einer Vertikalbewegung unterbrochen wird, enthalten die Minuten der Tabelle, in denen eine solche Bewegung erfolgte, durchschnittlich eine oder zwei Horizontalbewegungen weniger; so sind die Aufzeichnungen von 12 bzw. 10 Horizontalbewegungen in einer Minute entstanden; aber auch in einigen Fällen, wo 13 notiert wurde, zumal da, wo zweimal 13 nebeneinander vorkommt, ist nicht nur ein Tiefpunkt der Wellenkurve, sondern eine Herabsetzung der Zahl der Horizontalbewegungen durch das Zwischenschalten einer vertikalen zu konstatieren.

Die Anzahl der Vertikalbewegungen, welche viel seltener sind, schwankt in viel weiteren Grenzen als die der horizontalen. Bei einer ununterbrochenen Beobachtungszeit von jeweils 10 Minuten fand ich bei demselben Tier unter gleichbleibenden Umständen einmal 0,2, einmal 0,4, bei einem anderen 0,3 und 0,6 in der Minute. Das Verhältnis der Horizontal- zu den Vertikalbewegungen ist deutlich aus Aufzeichnungen wie den folgenden zu ersehen, bei der die Einzelbewegungen durch Striche in entsprechender Richtung dargestellt sind:



Der Beobachtungszeitraum, innerhalb dessen in diesem Falle 4 Vertikalbewegungen erfolgten, betrug auch hier 10 Minuten. Die auf diese Weise entstandenen Bilder waren einander sehr ähnlich; aber die Anzahl der horizontalen zwischen 2 vertikalen Bewegungen schwankte ganz unregelmäßig, zwischen 12 und 52, und Anhaltspunkte für eine Gesetzmäßigkeit in der Wiederkehr der Vertikalbewegungen ergaben sich daraus nicht.

Die biologische Bedeutung der Horizontalbewegungen liegt auf der Hand: sie bewirken, daß das Tier alle Objekte seiner Umgebung systematisch durch sein Blickfeld wandern läßt. Wenn wir beispielsweise nach einer der Reihen in Tabelle I annehmen wollen, daß 14 Bewegungen in der Minute erfolgen und, wie beobachtet, eine ganze Schwenkung des Augapfels von hinten nach vorn oder umgekehrt mit 2 Bewegungen durchgeführt wird, so ergibt sich, daß der Fisch jeden Sektor seines Gesichtskreises durchschnittlich alle $8^1/_2$ Sekunden auf Bewegungen nahender Feinde oder sonstige Veränderungen prüfen kann.

Schließlich kann man auch bei *Amiurus* noch eine andere Art von Augenbewegungen beobachten, welche auf reflectorischem Wege zustande kommt und in Zusammenhang mit der Labyrinthfunktion steht. Dreht man einen Fisch um seine Längsachse, so daß das eine Auge nach oben, das andere nach unten gerichtet wird, so „senkt er das nach oben gerichtete Auge ebenso stark, als er das nach unten gerichtete hebt". Diese von Lee u. v. Tschermak bei anderen Fischen beobachtete und als „Vertikaldivergenz" beschriebene Erscheinung kann man auch hier feststellen, sogar ohne besondere Manipulation, wenn der Zwergwels zufällig auf einer seitwärts geneigten Stelle des Bodens liegt oder dadurch schiefgelegt wird, daß einer der Mitbewohner des Beckens mit einem Teil seines Körpers unter eine seiner Brustflossen gerät und in dieser Lage bleibt, was bei der Tendenz dieser Fische, sich dicht nebeneinander parallel hinzulegen, nicht eben selten vorkommt. In diesem Falle nehmen also die Augen eine Kompensationsstellung ein: sie werden der Drehung des Körpers um die Längsachse entgegengedreht und stehen annähernd horizontal, nicht anders als in der Normallage; die Verhältnisse liegen also analog wie nach den Untersuchungen von Bethe, Demoll und Kühn bei den Krebsen (Fig. G).

Die final wichtige, übrigens bei makroskopischer Beobachtung nicht sichtbare Bewegung eines ständigen Wasserstroms durch die offenen vorderen Nasalöffnungen, die Nasalkammern und die hinteren,

dicht hinter dem Fuße der Stirnbarteln gelegenen Nasalöffnungen wurde schon bei der Beschreibung der Ruhestellung erwähnt.

Die Besprechung der rhythmischen Bewegungen der Kiemendeckel, welche die Feststellung der Kiemenatemfrequenz ermöglichen und welche die letzte Art der spontan und automatisch auch während der Ruhelage vor sich gehenden Bewegungen darstellen, wird zweckmäßig einem späteren Abschnitt dieser Arbeit vorbehalten, da ihre Bedeutung nur bei vergleichsweiser Betrachtung klar hervortritt.

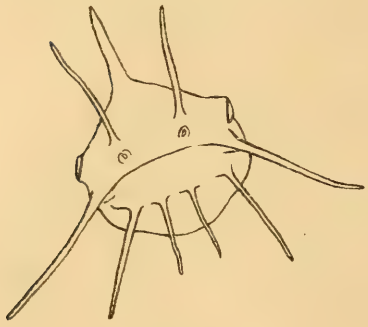


Fig. G.
Vertikaldivergenz der Augen bei Drehung des Tieres um seine Längsachse.

Wir dürfen jedoch die Aufzählung der charakteristischen Bewegungen des *Amiurus* nicht abschließen, ohne jene merkwürdigen Befunde zu betrachten, welche als „bewegungslose Zustände" verschiedener Art, meistens in Form einzelner Beobachtungen, beschrieben worden sind.

Bewegungslose Zustände.

Nach Babák unterscheidet man dabei einmal den „Schlaf", ein „spontan, aus inneren Ursachen, infolge des Erholungsbedürfnisses zustande kommendes Verhalten", das mit unserem Schlaf weitgehend übereinstimmt, ferner die „hypnoiden Zustände", von denen die eigentliche „tierische Hypnose" (Mangold) durch stärkere äußere Reize oder zwangsmäßige Festlegung und Verhinderung der Fluchtversuche ausgelöst werden kann, während andere hypnoide Zustände auch schon auf Reize, wie sie in der Natur vorkommen, und in der normalen Körperhaltung (Bauchlage) eintreten können. Schließlich muß man als „bewegungslosen Zustand" noch den „Shock" anführen, der jedoch als pathologischer Reizzustand hier unberücksichtigt bleiben kann.

Den Schlaf, der in mehr oder weniger normaler Körperlage, manchmal aber auch in Seiten- oder Rückenlage bei verschiedenen Fischen beobachtet wurde, hat Werner an *Amiurus*, und zwar an jüngeren Exemplaren, im Aquarium öfter gesehen; er beobachtete, „daß ein oder das andere Exemplar halbmondförmig gekrümmt unter vollständiger Sistierung der Atembewegungen entweder frei an der Wasseroberfläche schwebte, oder an einer Wasserpflanze hing . . .

Die Schlafstellung dieses Welses ist so verblüffend, daß niemand ein derartig zusammengekrümmtes, völlig bewegungsloses Tier für lebend halten würde". Eine solche charakteristische „Schlafstellung" habe ich an meinen Tieren nicht gesehen. Dagegen machte ich bei Tieren, welche sich in normaler Lage am Grunde in Ruhestellung befanden, Beobachtungen, die mir zu den hypnoiden Zuständen überzuleiten scheinen. Mit der Prüfung der Tastempfindlichkeit verschiedener Körperregionen des Zwergwelses beschäftigt, fand ich mehrmals, daß Tiere, die schon längere Zeit in Ruhestellung lagen, nicht nur an großen Bezirken der Körperhaut auffallend unterempfindlich für Berührungsreize waren, sondern sich sogar gegen Anfassen und langsames Abdrängen aus der Lage refraktär verhielten. Man kann, wie ich es daraufhin bei mehreren Fällen systematisch versuchte, die Tiere vorsichtig mit Hilfe eines Glasstabs geradezu um die Dorsoventralachse wenden (Fig. H), und die Bewegungslosigkeit wird erst unterbrochen, wenn ein bestimmter Drehungswinkel zur bisherigen Lage erreicht ist, den ich nicht unter 40° fand, in einem Falle sogar größer als 90°.

Fig. H.
Hypnoider Zustand: Passive Drehung um die Dorsoventralachse bis zum Betrage des Winkels α löst keine Reaktion aus.

Die Resultate der später beschriebenen photischen Reaktionen können zur Erklärung der Winkelgröße herangezogen werden. Da sich der Fisch so zum Licht orientiert, daß Reizsymmetrie für beide Augen besteht, würde das Wegdrehen aus dieser Einstellung gleichzeitig eine Veränderung der optischen Reizbedingungen bedeuten, indem symmetrische Reizung durch asymmetrische ersetzt wird. Die Asymmetrie würde ihren Höhepunkt bei einer Winkelgröße von 90° erreichen, wo das eine Auge in die Lichtrichtung, das andere von ihr fortgewendet ist. Doch würde eine solche Erklärung zur Voraussetzung haben, daß der hypnoide Zustand überhaupt im Wege optischer Beeinflussung unterbrochen werden kann, was nach anderen Beobachtungen zweifelhaft erscheint.

Wendet man den Fisch noch weiter, so schwimmt er ganz unvermittelt weg und hat dann die normale Reizempfindlichkeit seiner Hautsinnesorgane wieder, bei der die Berührung mit einem Glasstab gewöhnlich als sehr starker Reiz stürmische Reaktion (Flucht) zur Folge hat (Fig. H).

Des weiteren beobachtete ich, daß eine solche hypnoide Ruhe

verbunden mit weitgehender taktiler und (?) Schmerzanästhesie besonders leicht eintrat, wenn die Tiere nach dem Einsetzen in ein neues Aquarium zum ersten Male in Ruhestellung übergingen. Sie gerieten dann manchmal schon eine halbe bis eine Minute, nachdem sie die Ruhestellung eingenommen hatten, in den oben beschriebenen Zustand, in dessen Verlauf sie übrigens gewöhnlich die Bauchlage nicht einhalten konnten und sich langsam zur Seite neigten.

Ich habe es bei der mehrfach gebrauchten Bezeichnung „hypnoider Zustand“ für dieses Verhalten belassen, weil er nach der oben gegebenen Unterscheidung im wesentlichen das Bild des hypnotisierten Tieres bietet, ohne durch die für die eigentliche Hypnose bezeichnenden starken Reize und die Verhinderung der Abwehrbewegungen herbeigeführt zu sein. Die Atmung ging bei meinen (wie bei Unrath's) Tieren regelmäßig weiter, ebenso die Augenbewegungen.

Vergleich mit anderen Bodenfischen.

Wir haben am Beginn unserer Betrachtungen schon gesehen, daß *Amiurus* zu den am Boden lebenden Fischen gehört[1]); seine Lebensgewohnheiten und manche von den Reizreaktionen, die wir im einzelnen noch kennen lernen werden, verweisen ihn auf den Grund der Gewässer, mehr als etwa besondere Einrichtungen im Körperbau; sein Organismus hat sich von einem sehr allgemeinen Typus des primitiven Teleosteers nicht allzuweit entfernt. Immerhin weisen auch hier manche Einzelheiten auf den Bodenbewohner hin und machen es anziehend, einmal zu versuchen, die über *Amiurus* bekannten Tatsachen mit den Anpassungsformen mancher anderen Bodenfische in Beziehung zu setzen. So teilt der Zwergwels die breite, wie zusammengesunkene Form seines Kopfes, den „Bullheadtyp“, mit vielen Fischen, die wie die Gattungen *Cottus* und *Gobius* sonst viel extremer angepaßte Grundfische sind. Auch die etwas hervorquellende Form der Augen, den nicht vom Schädel geschützten

1) Der amerikanische Ausdruck „bottom feeding fish“ besagt nicht notwendig, daß der Fisch den Boden abweidet oder Bestandteile desselben als Nahrung aufnimmt, was für *Amiurus* gar nicht zutreffen würde. Doch deckt sie sich m. E. auch nicht ganz mit unserem „Bodenfisch“, sondern scheint mir eher mit „bodennah lebend“ wiederzugeben und auf *Amiurus* als eine Form des nectonischen Fluvials, die Beginn und Ende einer Bewegungsperiode am Grunde hat, besonders treffend beziehbar zu sein.

Bulbus, hat der Zwergwels mit vielen echten Bodenformen gemeinsam, und man ist versucht, ihn mit seinen lebhaften Augenbewegungen, die wir kennengelernt haben, als Übergang zu einer Anpassungsreihe hinzustellen, die sich — durchweg Bodenfische — in Richtung auf Formen wie die Blenniiden u. a. mit hochliegenden oder gar, wie *Periophthalmus*, mit weit aus dem Kopf hervorstehenden Augen erstrecken würde. Auch die starke Besetzung der Kopfpartie mit chemoreceptorischen Sinnesorganen ist charakteristisch für einen Bodenfisch, besonders das Hinausschieben der Sinnesorgane distalwärts auf Barteln, Hautfortsätze oder Flossenstrahlen (Trigliden).

Von ethologischen Eigentümlichkeiten des Zwergwelses, die ihn auf den Boden anweisen, kommt vor allem die typische Ruhestellung in Frage. Seine Baukünste locken zum Vergleich mit der kleinen Meergrundel, die sich nach Guitel's anziehender Schilderung wenigstens für die Fortpflanzungszeit sehr ähnlich betätigt. Beide Fische sind fähig, ihr an sich grubenförmiges Nest so zu bauen, daß es gegen oben geschützt ist, beim Zwergwels durch irgendwie benutzte Schutzobjekte, welche beim Bau bisweilen unterminiert werden, oder durch Anlage unter überhängendem Boden, bei *Gobius* durch Verwendung von umgedrehten Muschelschalen (hier ist die Wahl gerade dieses Materials ein charakterischer Zug, da das Weibchen die Gewohnheit hat, seine Eier an der inneren Seite der Muschelschale anzuheften). Auch das Verhalten der amerikanischen Groppe in ihrer Ruhestellung, das uns Gill schildert, zeigt manche erstaunliche Übereinstimmung mit dem Zwergwels. Gill sagt darüber:

„The attitudes and movements of the Millers-Thumb are indeed very characteristic. They contrast with those of the perches and minnows by their attachment to the bottom. There they will remain for minutes and perhaps hours, motionless save for the respiratory movements of the gill and mouth, — about 40 a minute —. Generally they rest on the exserted ventral or anal rays and the body is more or less tilted forwards and backwards. All the fins are erect and motionless, and the pectorals outstrechted sideways. The eyes are lateral but directed somewhat upwards, and they bulge on each side of the interorbital area ... They are quite apathetic and may not be at all disturbed by some other fish approaching and rubbing against them. Sooner or later, however, one is impelled to move and with a flirt of the tail darts forwards. It rarely goes more than two or three inches away unless very much frightened." ...

Gill's Angabe von 40 Atembewegungen ist geeignet, die Über-

einstimmung noch zu vergrößern, und zwar auf einem Gebiet, das, an sich von größter physiologischer Bedeutung, bei den am Boden lebenden Formen vielfach besondere Ausprägung zeigt. Die Kiemenatemfrequenz, die Anzahl der sichtbaren Atembewegungen der Kiemendeckel in der Minute, ist für verschiedene Fischarten und unter verschiedenen Lebensbedingungen sehr variabel. Es genügt also nicht, für eine Art nur einen, gleichsam feststehenden oder durchschnittlichen Wert anzugeben, wie es viele der älteren Zählungen tun, welche Babák in seiner Zusammenstellung (in: Winterstein's Handbuch, Vol. 1, p. 656) anführt; mindestens muß man noch die Größe des Fisches und die Wassertemperatur dazu angeben, von der sie mit abhängig ist. Wert für Vergleiche besitzen aber auch dann nur Zahlen, die sich auf die Atemtätigkeit solcher Fische beziehen, auf die kein besonderer Reiz einwirkt, d. h. bei Bodenfischen solcher in Ruhelage; denn man muß stets berücksichtigen, daß die Kiemenatemfrequenz je nach dem Erregungszustand wechselt. Dabei ist noch weiter in Betracht zu ziehen, daß mit zunehmender Größe unter sonst gleichen physiologischen Umständen die Frequenz sinkt.

Die Kiemenatemfrequenz stellt nach alledem einen sehr veränderlichen Wert dar, und es ist daher nur berechtigt, wenn z. B. de Varigny (in: CR. Soc. Biol., Vol. 44, 1892, p. 886) für *Platessa* 36—80 Atemzyklen in der Minute angibt. In solchen Grenzen, ja manchmal noch viel weiter schwanken die Zahlen, je nachdem Ruhe, Erregung infolge eines oder verschiedener Reize, langsame oder schnelle und andauernde Bewegung unmittelbar vor der Ablesung der Minutenfrequenz statthatten. Aber wenn diese Frequenz auch, außer vom allgemeinen Erregungszustand, noch abhängig ist von Art, Größe, Alter und Umgebungstemperatur, ist sie doch zur Beurteilung dieses Erregungszustandes wichtig, ja sie bietet eine Möglichkeit, ihn gewissermaßen direkt abzulesen; denn die übrigen Faktoren pflegen sich während eines Versuches nicht zu ändern, der allgemeine Erregungszustand aber unablässig und in oft weiten Grenzen. Ein Beispiel dafür bietet die Beobachtung, daß ein Fisch, welcher in Ruhestellung von einem sehr geringen Reiz getroffen wird, oftmals nur mit einigen schnelleren und tieferen Atemzügen darauf reagiert; dieses Verhalten ist sogar bezeichnend für den Beginn umfangreicher Reaktionsfolgen, z. B. der mit der Nahrungssuche verbundenen, und kann als die normale Einleitungsreaktion hierzu bezeichnet werden.

Im Folgenden gebe ich nun einige der Frequenzzahlen wieder,

die ich bei meinen Versuchstieren beobachtete; sie beziehen sich auf Tiere von rund 11 cm Länge und wurden untertags und bei einer Wassertemperatur von 12,5° C abgelesen.

Für Tiere in Ruhestellung ergaben sich Werte, die wenig um 40 Atemzyklen in der Minute schwankten, für 10 Minuten fortlaufende Ablesung z. B. Reihen wie folgende:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
42	40	43	41	42	40	41	42	42	40

Das blieb aber nur solange so, wie die Ruhestellung ohne Unterbrechung beibehalten wurde; Reize, welche eine noch so kurze Unterbrechung herbeiführten, bewirkten gleichzeitig ein Hinaufschnellen der Kiemenatemfrequenz um rund 10 pro Minute, so daß der Durchschnitt in den darauffolgenden Minuten dann über 50 betrug. Das Zeitmaß des Abklingens nach starker Erregung (bei grober mechanischer, starker chemischer Reizung, nach der Nahrungsaufnahme usw.) war verschieden je nach der Dauer des hocherregten Zustandes. Nach kurzdauernder Erregung, etwa wenn man den Fisch mittels eines starken Reizes zum Aufgeben der Ruhelage und lebhaftem Umherschwimmen veranlaßt hatte, sank die Frequenz sogleich nach der Wiedereinnahme der Ruhestellung schnell ab (in 4 Minuten beispielsweise um 30 Atemzyklen); bei längerer Erregungsdauer dagegen hielt sie sich auch nachher lange verhältnismäßig hoch und sank viel langsamer (in 15 Minuten etwa um 12) zu den Werten der Ruhelage ab. Die höchsten Frequenzzahlen, die ich beobachtete, betrugen zwischen 100 und 110 und wurden durch mehrfach wiederholte, starke mechanische Reize hervorgerufen. Auch im Excitationsstadium der Äthernarkose traten solche Zahlen auf. Ein Fisch, der dabei nach starker Erregung durch irgendwelche Reize sich selbst überlassen bleibt, nimmt zwar recht bald an der gewohnten Stelle des Aquariums die Ruhestellung ein, unterbricht sie aber bis zum völligen Abklingen der Erregung immer wieder; die bloße Beobachtung, auf der die hier angegebenen Zahlen beruhen, kann also zusammenhängende Kurven der Frequenzveränderlichkeit nicht geben, da die fehlerfreie Ablesung nur während der Dauer der Ruhelage durchführbar ist, solange die Erregung noch nicht soweit abgeklungen ist, daß die Ruhelage ständig beibehalten wird. Trotz ihrer fragmentarischen Beschaffenheit habe ich aber diese Zahlen angeführt, weil sie den Vorzug haben, gewissermaßen unbeeinflußte Werte darzustellen, während jede Art von kymo-

graphischer Registrierung infolge der starken Reize durch Fesselung usw. ganz unnatürliche Frequenzzahlen liefern müßte. Zusammenfassend kann man nach dem Vorhergehenden also sagen, daß die Kiemenatemfrequenz von 11 cm langen Zwergwelsen bei 12,5° C je nach dem allgemeinen Erregungszustand von 38—110 schwankt. Es ist jedenfalls sehr richtig, wenn auch von amerikanischen Autoren nachdrücklich auf das bemerkenswerte Regulationsvermögen des Atemrhythmus hingewiesen wird. Natürlich besteht ein gewisser Zeitunterschied zwischen dem tatsächlichen Eintritt einer höheren oder geringeren Erregung und ihrem Sichtbarwerden in der Frequenzänderung, der jedoch die Bedeutung dieses dem Beobachter sichtbaren Signals physiologischer Veränderung nicht beeinträchtigt; zumal bei der Beobachtung der Sinnesreaktionen ist es von Wert, in der Kiemenatemfrequenz einen zuverlässigen Indikator des allgemeinen Erregungszustandes zu besitzen.

Ökologische Beziehungen der Atmung, wie sie besonders Baglioni für Meeresfische sich bemüht hat darzustellen, könnte man vielleicht auch bei Süßwasserfischen in einigen Punkten aufstellen. Was die Frequenz angeht, so ist mir in der Zusammenstellung bei Babák (l. c.), beim Vergleich der Zahlen von Baglioni und Ducceschi, aufgefallen, wie stark unter sonst gleichen Umständen mit der zunehmenden Anpassung an benthonische Lebensweise die Frequenz in Ruhestellung sinkt; als extremes Beispiel dafür kann man des letzteren Werte für *Scorpaena* betrachten, welche in ihrer sitzenden Ruhestellung bei einer Größe von 15 cm nur 13 Atemzyklen gegenüber 65 des gleichgroßen *Trachinus* und 82 des gleichgroßen, aber rein nectonisch lebenden *Sargus* aufweist, bei 60 cm Größe sogar nur noch 3—4 Atembewegungen pro Minute. — Könnte man eine Reihenfolge der daraufhin untersuchten Fische aufstellen, so würde *Amiurus* auch darin eine Übergangsstellung zwischen den rein nectonischen und den Formen des nectonischen Benthos erhalten müssen [1]), ebenso

[1]) Es wäre dabei noch festzustellen, wie etwa der Besitz von akzessorischen Atmungsorganen die Zahl der Atemzyklen beeinflussen kann. Rauther gibt für *Amiurus* allerdings nur an, daß die Mundhöhlenschleimhaut dicht unter dem Epithel ein reiches Capillarnetz aufweise; er vermutet, „daß eine reichere Vascularisierung der Mund- und Rachenschleimhaut bei denjenigen Fischen vorkommen werde, welche . . . gelegentlich (nämlich bei schlechter Beschaffenheit des Wassers) Luft in die Mundhöhle aufnehmen".

wie er in Baglioni's Aufstellung von 3 Atemtypen der mittleren Gruppe zuzuteilen wäre, — wenn diese Aufstellung nicht allein auf marine Formen Anwendung finden könnte, da sie von Unterschieden im Branchiostegalapparat ausgeht. Noch weiter darauf einzugehen, ist hier nicht der Ort; ich möchte diese Verhältnisse aber wenigstens erwähnt haben, da sie mir von Bedeutung erscheinen, wo es sich um direkte Vergleiche zwischen bodenbewohnenden Fischtypen handelt.

Photoreception.

A. Allgemeines.

In den Untersuchungen, die amerikanische Autoren bisher am Zwergwels ausgeführt haben, macht sich gelegentlich der Eindruck bemerkbar, die Photoreception des *Amiurus* sei ein Sinnesgebiet, das bei der Beurteilung seiner Lebenserscheinungen in zweiter oder dritter Linie bleiben könne. Soweit man nicht der Ansicht war, daß der Gesichtssinn hier geradezu verkümmert sei, neigte man doch zu der Annahme, er besitze für das gesamte Sinnesleben des Tieres keine ausschlaggebende Bedeutung. Indessen war die einzige, von G. H. Parker experimentell festgestellte Tatsache in dieser Frage die, daß der Zwergwels zur Nahrungsaufnahme offenbar keinen Gebrauch von seinen Augen macht. Da ich aber sonst gar keine Photoreceptionsversuche in der Literatur fand, insbesondere auch nichts über das Verhalten des *Amiurus* nach Ausschaltung der Augen erfahren konnte, habe ich zunächst einmal einige grundlegende Versuche über den Lichtsinn bei diesem Fisch unternommen, um mir über seine Abhängigkeit von photischen Einflüssen Klarheit zu verschaffen. Dabei beschränkte ich mich auf 3 Fragestellungen, nämlich 1. ob die Reaktion auf Licht an sich positiv oder negativ ausfällt, 2. ob vielleicht, wie bei so vielen Wirbellosen, auch hier eine Orientierung zur Reizrichtung erfolgt im Sinne einer Phototropotaxis, und 3. wie auf Licht verschiedener und veränderter Intensität reagiert wird. Nach den Beobachtungen im Aquarium war vorauszusehen, daß die photische Reaktion negativ ausfallen würde; darüber hinaus zeigten diese Versuche, daß die Photoreception im Sinnesleben des Zwergwelses doch keine geringe Rolle spielt.

Zu diesen Versuchen haben mir Aquarien vom Ausmaß 40:30:30 cm gedient, welche je nach den Anforderungen des Versuchs mit schwarzem,

mattem Papier auf allen Seiten gegen Licht isoliert werden konnten. Zur Abdeckung einzelner Teile verwendete ich teils schwarzes Holz, teils Tuch. Als Lichtquelle habe ich entweder zerstreutes Tageslicht vom Fenster her, das durch Mattscheiben verringert werden konnte, oder elektrische Glühlampen von 50 bzw. 30 Nk benutzt. Die Aquarien enthielten keine Pflanzen, bei den meisten Versuchen habe ich sie auch ohne Bodengrund gelassen, da es sich herausstellte, daß dieser Interferenz mit anderen Reizwirkungen und daher Verschleierung der Lichtreaktion verursachen konnte. Die Methode für die Ausschaltung der Augen habe ich früher, im Abschnitt „Material und Methoden", angegeben.

B. Versuche über Phototaxis.

1. Reaktion auf Licht und Schatten.

Die Frage, wie die Reaktion auf Licht an sich ausfällt, beantwortete mir ein Versuch von der Anordnung, die unter der Bezeichnung „Licht- und Schattenversuch" in der reflexbiologischen Literatur bekannt ist. Diese Versuche wurden mit wenigen Ausnahmen im Dunkelzimmer unter Ausschluß des zerstreuten Tageslichts vorgenommen, in Versuchsbecken, die von einer Breitseite her das Licht einer Glühlampe erhielten. Die eine Hälfte war durch eine davorgestellte schwarze Holzplatte oder ein bewegliches schwarzes Tuch verdunkelt. Zu Beginn des Versuchs befand sich das Objekt zumeist in Ruhestellung in einer Ecke. Der Versuch begann damit, daß diese Seite des Aquariums durch Einschaltung der Lichtquelle zum Hellteil (*H*) gemacht wurde (Fig. J, S. 87). So konnte ich gleichzeitig mit der Richtung der Reaktion auch die Zeit feststellen, welche bis zur Beendigung, d. h. bis zum Eintritt der Ruhelage an der neuen, allein auf Grund der Lichtreizwirkung eingenommenen Stelle verstrich.

Gewöhnlich gibt der Fisch sogleich nach Beginn der Belichtung die Ruhelage auf und bewegt sich in mäßiger Erregung im Aquarium umher, wobei er beide Teile des Aquariums durchschwimmt. Jedoch beobachtet man sehr bald, daß seine Erregung geringer, seine Bewegung langsamer wird, sobald er in den Dunkelteil (*D*) kommt, und ferner, daß er mit fortschreitender Versuchsdauer immer länger in *D* verweilt und schließlich sogar umkehrt, wenn er beim Umherschwimmen plötzlich in *H* gerät. Da die Allgemeinerregung nicht hoch zu sein pflegt, nimmt er ziemlich bald wieder die Ruhestellung an, nunmehr in *D*, gewöhnlich an der Seite des Aquariums,

wo sich das verdunkelnde Tuch befindet, d. h. im Lichtminimum des Versuchsfeldes (Fig. J), seltener, wohl mit durch Berührungsreize veranlaßt, in der anderen Dunkelecke; stets aber legt er sich so hin, daß sein Kopf nach *H* hingewendet ist (s. unten).

Die Reaktion verläuft also im Sinne einer negativen Phototaxis. In der Verlangsamung beim Durchschwimmen des *D*-Teils macht sich das von Loeb so genannte Vermögen der Unterschiedsempfindlichkeit bemerkbar, ebenso bei dem noch zu besprechenden Umkehren beim Wiedereintritt in *H*. Auf die Tatsache, die aus der hier beigefügten Zusammenstellung über diese Versuche ebenfalls ersichtlich ist, daß es nämlich selten gelingt, die Reaktion auf Lichtreiz von interferierender Beantwortung von gleichzeitigen Berührungsreizen zu befreien, muß schon hier hingewiesen werden; die Berührungsreizung äußert sich infolge ihrer verankernden Wirkung in einer erheblichen Verkürzung der Gesamtreaktionszeit (der Zeit bis zur dauernden Einnahme der Ruhelage; s. besonders No. 3, 4, 5 der Tabelle); denn von dem Augenblick an, wo der Fisch nach dem Platzwechsel sich zum ersten Male in Berührung mit Wand oder

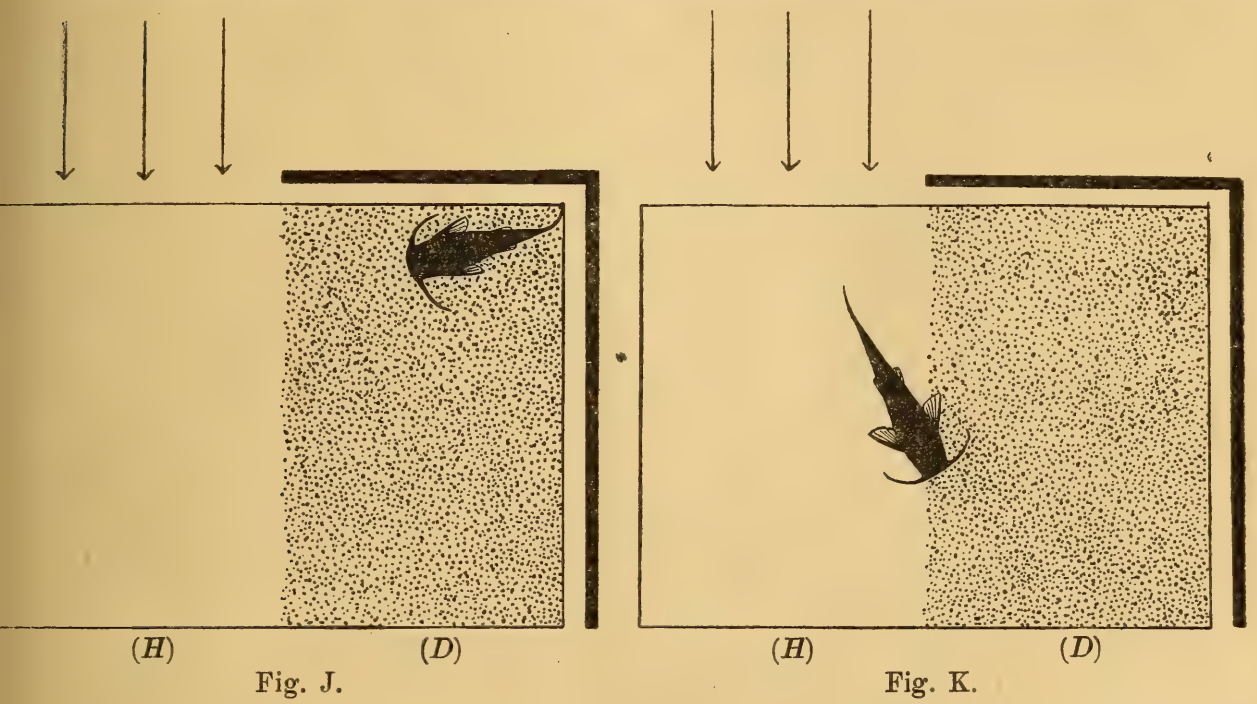


Fig. J. Fig. K.

Fig. J, K. Reaktion auf Licht und Schatten.

Fig. J. Normales Tier. (Das Licht fällt in der Pfeilrichtung ein.) Fig. K. Verhalten des blinden Tieres unter gleichen Bedingungen: negative Phototaxis und Einstellungsreaktion fallen weg.

Ecke auf den Boden legt, summiert sich jene verankernde Wirkung mit der Lichtwirkung, die ihn an diesen Platz gebracht hat; so kommt es eher zum dauernden Verbleiben in der Ruhelage und damit zum Ende des Versuchs, während bei freier Lage auf dem Boden noch öfters die Bewegung wieder aufgenommen wird, bevor endgültige Ruhelage eintritt.

Ebenso ergeben sich Abänderungen im Verlauf durch die schnelle Gewöhnung der Zwergwelse, die die häufigere Verwendung eines Tieres zu ein und demselben Versuch verbietet.

Tabelle II.

Reaktion auf Licht und Schatten.

Halbgeteiltes (Hell-Dunkel-)Aquarium 40 : 30 cm.

Lampe von 50 Nk im Abstande von 30 cm.

No.	Zustand bei Versuchsbeginn	Zustand bei Versuchsende	Gesamtreaktionszeit	Thigmoreize beteiligt?	Bemerkungen
1.	langsame Bewegung	Ruhelage *D*	2 Min. 45 Sek.	ja	in den 2 Min. nach Beginn nur 3mal aus *D* heraus
2.	Ruhelage	„	3 „ 45 „	„	—
3.	„	„	1 „ 15 „	„	gleichzeitig Berührungsreaktion
4.	„	„	1 „ 15 „		—
5.	„	„	0 „ 35 „	„	—
6.	langsame Bewegung	„	5 „ 50 „	„	—
7.	Bewegung	„	2 „ 50 „	„	—
8.	langsame Bewegung	fast Ruhelage *D*	17 „ 30 „	nein	größte Erregung nach 3 Min., anhaltend bis 13 Min.
9.	„	Ruhelage *D*	4 „ 0 „	ja	nach 2 Min. nicht mehr aus *D* heraus
10.	„	fast Ruhelage *D*	10 „ 30 „	nein	—

2. Orientierung des beleuchteten Tieres zum Lichteinfall.

Um zu ermitteln, ob und wie sich *Amiurus* zum einfallenden Licht einstellt, verwendete ich ein ziemlich großes Aquarium, das auf allen Seiten außer einer Schmalseite mit schwarzem Papier gegen Licht isoliert war, und ließ durch die freigebliebene Seite zerstreutes

Tageslicht vom Fenster her oder das Licht einer beweglichen elektrischen Lampe aus mittlerer Entfernung (etwa 30 cm) einfallen. Dieses Aquarium enthielt keinen Bodengrund und auch sonst keine Gegenstände, welche für die Einstellung zum Lichteinfall durch Hervorrufung interferierender Reize Fehlerquellen hätten bilden können. Gewöhnlich dauerte es sehr lange, bis ein Fisch, der in dieses Aquarium eingesetzt wurde, zur Ruhe kam. Ich habe deshalb regelmäßig erst 24 Stunden nach dem Einsetzen die Reaktion beurteilt, wenn bestimmt Ruhe eingetreten war und der Fisch ohne Berührung mit der Aquarienwand auf dem Grunde lag. Die Reaktion war stets die gleiche: der Fisch hatte sich mit dem Kopf gerade gegen den Lichteinfall eingestellt in der Weise, daß beide Augen gleichviel oder gleichwenig Licht erhielten; wenn er einmal etwas aus dieser Richtung abwich, so war jedenfalls der Winkel viel geringer als 45°. Der Fisch nahm diese Lage gewöhnlich in der vom Licht entfernteren Hälfte, nahe der lichtfernen Querwand des Beckens ein; auch bei Unterbrechungen der Ruhelage bewegte er sich mehr in der lichtfernen Hälfte umher, nur selten in der Nähe der vorderen Glasscheibe, wo er jedoch nicht zur Ruhelage überging und auch während der Bewegung keine Einstellung zum Licht erkennen ließ (Fig. L).

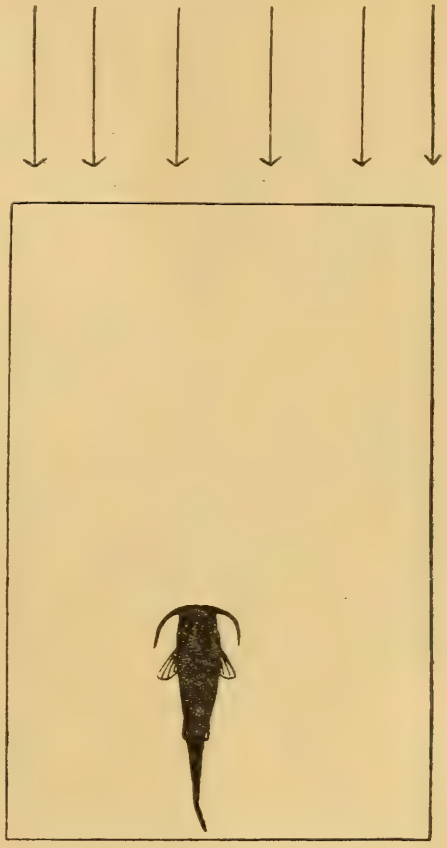


Fig. L.
Phototropotactische Orientierung. Normales Tier. (Das Aquarium ist an allen Seiten außer der Seite des Lichteinfalls gegen Licht isoliert.)

Diesen Versuch wiederholte ich sehr häufig und mit sehr verschiedenen Tieren, ausnahmslos mit dem gleichen Ergebnis, immer vorausgesetzt, daß keinerlei Reize aus anderen Sinnesgebieten die Reaktion störend beeinflußten. Diese Möglichkeit ist ausdrücklich hervorzuheben, denn auch hier bringen unter einer Reihe von Versuchen, die in der beschriebenen Art eingesetzt sind, stets einige aus diesem Grunde eine entsprechend abgeänderte Reaktion hervor;

bei der Besprechung der Reizinterferenzen komme ich auf die betreffende Gruppe von Versuchen noch ausführlich zurück.

Bei der eben beschriebenen Anordnung ist der ganze Raum des Versuchsbeckens einheitlich beleuchtet, verschiedene Abstufung der Helligkeit im Sinne einer Zweiteilung des Versuchsfeldes in Hell- und Dunkelteil findet hier nicht statt. Die Licht- und Schattenversuche haben aber schon ergeben, daß die Tiere auch beim Vorhandensein zweier verschieden heller Abteilungen eine recht deutliche Orientierung zum Licht zeigen: sie legen sich stets so hin, daß ihr Körper sich vollständig im Dunkelteil befindet und der Kopf dem beleuchteten Teil des Aquariums zugewendet ist. Läßt man das Licht nicht durch die ganze oder halbe Fläche einer Wand einfallen, sondern nur durch eine kleinere Öffnung entweder oberhalb oder unterhalb des Wasserspiegels, so tritt das entsprechende Verhalten auf. In diesen Fällen ziehen sich die Zwergwelse gewöhnlich (zugleich auf Grund von Kontaktreizen mit den Wänden) in eine der dunklen Ecken zurück, dabei den Kopf auf den beleuchteten Teil des Aquariumgrundes zu gerichtet. Gibt man in das beschriebene Aquarium eine Tonröhre und legt sie parallel dem Lichteinfall, so steht der Fisch, der sich dauernd in der Röhre aufhält, gewöhnlich auch hier mit dem Kopf gegen das Licht in Ruhestellung, ähnlich wie es Fig. 2 der Taf. 6 zeigt (Spreizenstellung, s. S. 102). In längeren Zwischenpausen wendet er in der Röhre, sofern deren Lumen es gestattet, und kann dann kurze Zeit auch in umgekehrter Richtung liegen bleiben, doch wendet er stets bald in seine alte Lage zurück.

Diese beiden Versuche ergaben also, daß negative Phototaxis und phototropotactische Einstellung bestehen. Um aber sicher zu sein, daß beide beobachteten Reaktionen tatsächlich an das optische Sinnesorgan gebunden sind und nicht etwa Nebenerscheinungen anders gearteter Reizerfolge darstellen, schien es mir erforderlich, die Ausschaltungsmethode anzuwenden, um die auftretenden Ausfallserscheinungen festzustellen, die dann der fehlenden Tätigkeit des ausgeschalteten Teils zugeschrieben werden können.

3. Verhalten der geblendeten Tiere.

Parker kommt, wie eingangs erwähnt, bei seinen chemoreceptorischen Versuchen zu dem Ergebnis, daß der Zwergwels bei der Nahrungssuche sich allein durch chemische Reize leiten läßt und von seinen Augen keinen Gebrauch macht; er selbst hat jedoch die

Augen bei seinen Versuchen nicht ausgeschaltet und die gesamten Wirkungen dieser Ausschaltung also nicht kontrollieren können. Da ich auch sonst nirgends Angaben über das Verhalten von Zwergwelsen mit funktionslos gemachten Augen im Vergleich zu normalen fand, untersuchte ich zunächst einmal die Wirkung der Ausschaltung des optischen Organs allein, ohne die beobachteten Erscheinungen auf einen bestimmten Versuch zu beziehen. Dabei ergab sich, daß der Einfluß des Lichtsinnes auf das Verhalten recht deutlich nachweisbar ist.

Über das Benehmen der geblendeten Tiere nach dem Erwachen aus der Narkose (s. S. 103 f.) machte ich dabei folgende Beobachtungen: Sobald die normale Schwimmlage wiederhergestellt ist, setzt eine charakteristische Operationsnachwirkung ein, die in außerordentlicher Lebhaftigkeit besteht. Bei drei von meinen vier ersten Operierten machte ich übereinstimmend die Erfahrung, daß sie in den folgenden Tagen überhaupt nicht zur Ruhe kamen. Sie fuhren dicht über dem Boden unaufhörlich hin und her und gaben Gelegenheit, die Abänderungen ihrer Bewegungsweise gegen den Normalzustand zu studieren. Besonders auffallend war, daß sie gegen jedes Hindernis anrannten. An der Glaswand oder einer anderen größeren Fläche bogen sie nach dem Anprall sofort um und schwammen in irgendeiner Richtung weiter; handelte es sich um eine Bodenerhebung oder einen beliebigen am Boden liegenden Gegenstand (Pflanzenbüschel oder ähnliches), so versuchten sie wohl auch, durch heftige Schwanzflossenschläge sich Bahn zu schaffen und weiter geradeaus zu schwimmen: die Fähigkeit, rechtzeitig auszuweichen, hatten sie vollständig verloren. Auf die Operationsnachwirkung war die letztere Ausfallerscheinung offenbar nicht zurückzuführen. Denn sie klang weder schnell ab, noch veränderte sie sich sonstwie merklich, außer, daß sie nach monatelangem Aufenthalt des blinden Fisches in demselben Aquarium ganz allmählich weniger hervortrat. Beunruhigte man aber auch nach langer Zeit die Tiere in diesem Becken, so waren die blinden sofort wieder an ihrem ungeregelten Geradeausfahren gegen alle möglichen Hindernisse zu erkennen. Dagegen ging die ausgeprägte Ruhelosigkeit, die am Anfang zu beobachten war, stets nach einigen Tagen zurück.

Aus diesen Beobachtungen war zu entnehmen, daß die optische Sinnestätigkeit einen wesentlichen Bestandteil der Bewegungskontrolle ausmachen muß. Fällt sie weg, so wird der Fisch offenbar während der Vorwärtsbewegung nicht rechtzeitig über

etwaige Hindernisse unterrichtet, und die Bewegungsmuskulatur erhält keine Impulse zur Regulierung der Bewegungsgeschwindigkeit vor einem solchen Hindernis; erst die Betätigung der tangoreceptorischen Hautsinnesorgane, welche durch das Auftreffen gereizt werden, ruft entsprechende Muskelbetätigung hervor.

Unterwirft man nun die blinden Tiere den gleichen Versuchsbedingungen wie die normalen, so ergibt sich der radikale Fortfall der negativ phototactischen wie der Einstellungsreaktion. Von den blinden Fischen zeigt im Aquarium mit einseitigem Lichteinfall keiner eine Spur von Orientierung, sie kommen ebenso an der dem Licht zugekehrten wie an der lichtfernen Querwand zur Ruhe, ohne den Kopf dem Licht zuzuwenden, und bewegen sich im Versuchsfeld des Licht- und Schattenversuches ohne Unterschied durch Hell- und Dunkelteil. So kommt das Bild der Fig. K zustande, in der zufällig ein Tier gerade auf der Grenze zwischen Hell- und Dunkelteil zur Ruhe gekommen ist, und zwar mit dem Schwanzende im Hellteil, dem Lichteinfall entgegen, mit dem Kopf im Dunkelteil, vom Licht fortgerichtet; dieser extreme Fall zeigt am klarsten, wieviel mit der Ausschaltung des optischen Organs wegfällt und wie hoch demnach die optische Reaktion auch hier zu bewerten sein dürfte.

4. Reaktion auf verschiedene und veränderte Lichtintensität.

Es blieb noch übrig sich zu vergewissern, welche Rolle die Erscheinungen in der Lichtreizbeantwortung des *Amiurus* spielen können, welche wir oben als Äußerungen der Unterschiedsempfindlichkeit kennen gelernt haben; das war einmal die Verlangsamung der Bewegungen im dunkeln Teil eines Versuchsfeldes und ferner das Umkehren beim Wiedereintritt in den hellen. Die erstere Tatsache, daß „eine plötzliche Verringerung der Lichtintensität beruhigend wirkt“ (Loeb), finden wir bei vielen Tieren, die eine bei relativ geringer Lichtintensität belegene „Indifferenzzone“ („Optimum“ der final bezeichnenden Terminologie) haben; sie kommen schließlich auf Grund dieser beruhigenden Wirkungen im Dunkeln zur Ruhe. Auch für den Zwergwels wird man also diese Komponente unter den Ursachen, welche ihn beim Licht- und Schattenversuch in den Dunkelteil verweisen, nicht gering veranschlagen können. Die zweite Beobachtung, daß ein Fisch, der sich bereits im Dunkelteil des Versuchsfeldes befindet, umkehrt, wenn

er an die Grenze des Hellteils kommt, macht man besonders gegen Ende des Versuchs, wenn der Aufenthalt des Tieres im dunkeln Teil schon einige Zeit angedauert hat, vielleicht die Ruhestellung dort schon eingenommen, aber noch einmal unterbrochen worden ist, da die Erregung noch nicht genug abgenommen hat. Das Umkehren stellt sich dann als typisch phobische Reaktion dar, da es nach Bewegung durch die Indifferenzzone — kürzeren oder längeren Aufenthalt im Dunkelteile — an deren Grenze, und zwar in keiner Weise gerichtet, erfolgt. Wir sehen also, daß *Amiurus* auf plötzlichen Wechsel der Lichtintensität während seiner Vorwärtsbewegung so reagiert, wie wir es von einem Tier erwarten, das mit ausgeprägter Unterschiedsempfindlichkeit ausgestattet und dabei auf eine ziemlich dunkle Indifferenzzone eingestellt ist.

Nun hat sich bei manchen Tieren gezeigt, daß sie durch starke Veränderung der Reizintensität beeinflußbar sind, was den Sinn der Reaktionsrichtung anbetrifft. So wurden Wasserasseln bei starker Herabsetzung der Lichtstärke schwach positiv phototactisch, während sie auf stärkere Reize ausgesprochen negativ reagierten. Um diese Möglichkeit bei *Amiurus* nachzuprüfen, veränderte ich im Licht- und Schattenversuch die Lichtquelle, bei Tageslicht durch mehrere vorgesetzte Mattscheiben, bei künstlichem Licht durch Vergrößerung des Abstandes in verschiedenen Abstufungen, bis auf über 3 m, konnte aber bei keiner der verschiedenen Intensitäten neutrales Verhalten oder gar positive Reaktion feststellen; der Versuch verlief stets gleichförmig. Eine Bewegung auf die Lichtquelle zu habe ich nur einmal gesehen: das betreffende Tier reagierte im Dunkelzimmer heftig auf das Einschalten der Lampe, indem es kurz gegen das Licht schwamm, aber noch vor dem Anstoßen an die Scheibe die gleiche phobische Umkehrreaktion ausführte, wie oben beschrieben. Ich habe eine solche Wirkung nie wieder hervorrufen können und bringe sie in Zusammenhang mit dem individuellen Einfluß einer kürzeren oder längeren Dunkeladaptation der Tiere in den Versuchsbecken im Dunkelzimmer, die sich sonst gelegentlich in leicht gesteigerter Empfindlichkeit gegenüber verschiedenen Reizen äußerte.

Zusammenfassend kann man nach dem Vorhergegangenen die Bedeutung des Gesichtssinnes für das Leben des Zwergwelses etwa so umgrenzen:

Die Augen vermitteln in ausreichender Weise die Lichtreize, welche das Tier treffen und als automatische Reaktion phototropotactische Symmetrieeinstellung zur Reizrichtung und Aufenthalt bzw. zur Ruhe kommen im dunkelsten Teil des Reizfeldes zur Folge haben.

Im übrigen hat speziell das Verhalten der geblendeten Tiere gezeigt, daß die Augen während der Vorwärtsbewegung durch den Wohnraum eine Hauptrolle zur Kontrolle der jeweils möglichen oder nötigen Geschwindigkeit spielen. Fällt diese Kontrolle fort, so tritt regelmäßig ein dauerndes Geradeausschwimmen an Stelle der vor einem Hindernis zweckmäßigen Ausweich- bzw. Bremsbewegungen.

Tangoreception.

Beantwortung von Erschütterungs- und Druckreizen.

Schon beim Studium der Stellungen und Bewegungsformen im Naturaquarium kann man viele Beobachtungen über die Reaktion auf Berührungsreize machen, welche von den Hautsinnesorganen aufgenommen werden. Die unter den Hautsinnesorganen der Fische zu unterscheidenden Typen hat Herrick dargestellt, und seine Einteilung hat nur durch Hofer's Versuche über die Funktion der Seitenorgane bisher eine Modifikation erfahren. Herrick unterscheidet an erster Stelle die Organe des „general cutaneous system", freie Nervenendigungen, welche über die ganze Körperoberfläche verteilt sind und tangoreceptorische Funktion haben. Er teilt weiter ein in Organe des „Acustico-lateral"-Systems, welche außer den Seitenorganen, als deren adäquater Reiz durch Hofer endgültig Strömungsreize nachgewiesen wurden, die verschiedenen Ausbildungen der „pit organs" und Sinnesampullen und die Organe des inneren Ohres umfassen, mit der Funktion der Orientierung zu den Raumkomponenten; und ferner in Organe des „Communissystems", innerviert vom Communis (Recurrensast des Facialis), mit Geschmacksfunktion (taste, chemische Nahreception). Zu diesen gehören insbesondere die terminal buds (Geschmacksknospen) der Körperoberfläche einschließlich der Barteln und die ihnen konformen im Innern des Maules gelegenen.

Die freien Nervenendigungen der Haut sind es auch, die nach Hofer leichte Erschütterungen von geringer Periodizität aufnehmen (nicht aber, wie früher vermutet wurde, die Seitenorgane). Die

Reaktion auf Erschütterungsreize, bei Aquariumsfischen leicht zu beobachten und daher experimentell unter allen mechanischen Reizreaktionen am meisten beachtet, ist auch beim Zwergwels augenfällig; sie erinnert lebhaft an die Hofer'sche Reaktion beim Hecht, die auf Strömungsreize auf die Organe der Seitenlinie eintritt und im Aufrichten der Rückenflosse für die Dauer der Reizeinwirkung besteht. Setzt man einem in Ruhestellung befindlichen Zwergwels einen leichten Erschütterungsreiz, etwa durch Anklopfen an die vordere Aquariumscheibe, so reagiert er mit zwei Bewegungen gleichzeitig:

1. Die Rückenflosse zuckt ganz kurz zusammen und kehrt sogleich wieder in ihre frühere Lage zurück (Fig. M).
2. Die Schwanzflosse wird einen Augenblick enger zusammengelegt und gleich darauf wieder ausgebreitet.

Fig. M.

Hofer'sche Reaktion der Rückenflosse auf Erschütterungsreize geringer Frequenz.

Setzt man die Reizung wie beschrieben in stets gleichmäßiger Weise fort, so zeigt sich, daß der Eintritt der Ermüdung bei dieser Reaktion von Fall zu Fall sehr verschieden lange auf sich warten läßt. Ich fand einige Male, daß schon nach 20—30 Reizen der Schwellenwert schnell anstieg, so daß ich das Anklopfen verstärken mußte. In anderen Fällen war eine Ermüdung oder ein Ausbleiben der Reaktion im Bereich des Versuchs überhaupt nicht zu beobachten. Bei Fortsetzung stets gleichmäßiger Reizung über 3 Minuten zu je 100 Reizen war die 300. Reaktion von der ersten nicht zu unterscheiden. Bei Steigerung der Reizintensität treten die gleichen Erscheinungen wie an Rücken- und Schwanzflosse auch an den Brustflossen ein; noch später, erst bei gröberer Erschütterung, erfolgt Zucken des ganzen Körpers und schließlich Unterbrechen der Ruhelage.

Wenn man von der Beantwortung von Druckreizen bei Fischen spricht, sollte man nach den Ergebnissen Hofer's stets scharf zwischen (mittelbaren) Wasserdruckreizen, für die eine besondere Sinnesorgangruppe vorhanden ist, und (unmittelbaren) Druckreizen (Tastreizen) von festen Körpern unterscheiden. Für die

letzteren fand ich analog wie Baglioni bei *Balistes*, *Blennius* und *Conger*, in verschiedenen Hautgegenden wechselnde Sensibilität. Bei Reizung mit einem Glasstab kann man feststellen, daß der ganze Kopf und die vordere Partie des Rückens mit Einschluß der Rückenflosse weniger empfindlich sind als die Flanken, die Fläche der Brustflossen und der Schwanz. Hält man den Glasstab unmittelbar hinter dem Kiemendeckel an den Körper, so erfolgt ebenfalls oft heftige Reaktion, die in erregtem Wegschwimmen besteht. Besonders bezeichnend erscheint mir, daß die Barteln gegen bloße Tastreize ganz unempfindlich sind; man kann sie hin- und herbiegen, ohne daß irgendwelche Reaktion erfolgt, obwohl sie mit Sinnesknospen dicht bedeckt sind; diese haben eben allein Geschmacksfunktion, und die heute noch übliche Darstellung, daß die Grundfische mit ihren Barteln den Boden „abtasteten", scheint mir nach Herrick's und Parker's Befunden durchaus unzutreffend. Übrigens wird die Beurteilung der Tastwahrnehmung dadurch kompliziert, daß auch an gewöhnlich unempfindlichen Punkten heftige Reaktion hervorgerufen werden kann, wenn die Organe des vorläufig recht hypothetischen Schmerzsinnes gereizt werden, deren Vorkommen in Form von Schmerzpunkten Hofer auch für Fische angibt. Versucht man z. B. eine der eben ganz unempfindlich gefundenen großen Seitenbarteln ganz leicht gegen den Boden zu drücken, so wird sie sogleich nach vorn oder hinten weggenommen; bei einer stärkeren derartigen Reizung erfolgt erregtes Wegschwimmen. — Während der beschriebenen hypnoiden Zustände ist die Tastempfindlichkeit am ganzen Körper stark herabgesetzt, die Schmerzempfindlichkeit bleibt jedoch unverändert. Der in Fig. H (S. 79) wiedergegebene Versuch gelingt daher nur, wenn man vorsichtig genug zu Werke geht, um keine Schmerzreaktion hervorzurufen, welche die Bewegungslosigkeit sofort unterbricht.

Versuche über Thigmotaxis.

Bei weitem den wichtigsten Teil der tangoreceptorischen Reizbeantwortung bewirken die thigmotactischen Eigenschaften des *Amiurus*. Wir haben schon gesehen, daß sie andere Reaktionen stören (s. auch den Abschnitt Photoreception 2), und die Kenntnis der stereotactischen Reaktionsweise wird uns ihre große Bedeutung erschließen.

Von einigen Protozoen und Wirbellosen ist schon länger bekannt, daß sie bestimmte Reaktionen zeigen, wenn sie in Berührung mit festen Körpern ihrer Umgebung kommen: sie haben in diesem Falle

das Bestreben, ihren Körper in möglichst enge Fühlung mit der Unterlage zu bringen, oder sie entziehen sich einer solchen Berührung und suchen sich von dem Gegenstande wieder zu entfernen. Wo diese Eigenschaft, welche von Loeb als „Stereotropismus“ (Stereotaxis) bezeichnet wurde, in positivem, die Berührung förderndem Sinne auftritt, ist sie stets von großer biologischer Bedeutung; sie hilft den Tieren, sich an geeigneten Orten ihres Wohngebiets dauernd zu halten und einzugewöhnen, bindet sie gewissermaßen an ein Substrat von bestimmten Eigenschaften — eine Tatsache, die sehr wichtig ist für das Verhalten ihren Feinden oder anderen Gefahren gegenüber. Loeb und Maxwell haben das betont, der erstere allgemein für viele Tiere, welche die Gewohnheit haben, sich in Ritzen und Spalten des Bodens zu verkriechen, Maxwell insbesondere bei seinen Versuchen mit Würmern, die er sich in passende Glasröhren zurückziehen ließ. Auch die Reflexbewegungen der Krebse zur Erhaltung des Gleichgewichts erfolgen nach den Untersuchungen von Kühn als stereotactische Reaktionen. Doch blieben diese Beobachtungen mehr vereinzelt, und Doflein hat noch 1916 in seiner Arbeit über den Ameisenlöwen, in der er auch die stereotactische Reaktion dieses Tieres analysiert, mit Recht darauf hingewiesen, daß solche Reaktionen bei beweglichen, vielzelligen Tieren recht selten untersucht worden sind; für Wirbeltiere dürften, abgesehen von denen Steinmann's, überhaupt kaum Beobachtungen darüber vorliegen, obwohl es hier sicher viele Fälle gibt, wo stereotactische Anpassung eine ebenso große Rolle spielt wie bei den Wirbellosen. Was speziell die Fische angeht, so finden wir sie bei einer großen Anzahl bodenbewohnender Formen deutlich ausgeprägt; man braucht gar nicht einmal die extremen Fälle von wirksamer „Schutzstellung“ und „Schutzfärbung“ heranzuziehen, die bei Bodenfischen so häufig sind, um zu erkennen, daß für manche Typen der Nahrungserwerb oder der Schutz vor Feinden ohne weitgehende stereotactische Anpassung fast unmöglich wäre. Die bloße Beobachtung im Aquarium zeigt schon, daß solche Anpassungen als oft wiederholte positive Thigmoreaktionen zum Ausdruck kommen müssen; es ist nun sehr anziehend, bei einem Fall, wo die sonstigen Anpassungen an das Bodenleben immerhin wenig vorgeschritten sind, wie beim Zwergwels, im einzelnen festzustellen, wie es mit hierher gehörenden Reaktionen steht. Ausgehen möchte ich dabei von Doflein's kurzer Definition der Thigmotaxis:

„Unter Thigmotaxis verstehen wir eine automatische Reiz-

reaktion, bei welcher ein Tier einen mehr oder minder großen Teil seiner Körperoberfläche mit einem festen Gegenstand in Berührung bringt und dadurch gezwungen wird, eine bestimmte Körperhaltung einzunehmen. Häufig wird auch durch Thigmotaxis insofern ein Einfluß auf die Bewegungen des Tieres ausgeübt, als es durch Reiz an einer bestimmten Stelle verankert wird."

Gerade das letztere ist für die Verhältnisse beim Zwergwels bezeichnend; die stark positive Reaktion, die sich fortwährend bemerkbar macht, zeigt das Tier häufig an verschiedenen Punkten seiner Körperoberfläche in Fühlung mit festen Körpern seiner Umgebung und begründet auch seine Gewohnheit, sich am Boden aufzuhalten und zwischen Unebenheiten des Bodens festzulegen. Für die folgenden Versuche, die das deutlich machen werden, ergaben sich zunächst zwei Fragestellungen, nämlich einmal, wie sich ein Tier der normalen Unterlage gegenüber je nach ihrer Struktur verhält, und dann, ob etwa Gegenstände der Umwelt des Tieres, welche sich neben ihm oder über ihm befinden, ebenso positive thigmotactische Reaktion hervorrufen wie der Bodengrund; wenn das der Fall ist, so liegt der Schluß nahe, daß die Reizwirkung stärker werden muß, wenn man das Tier auch auf einer oder beiden Seiten (Aquarienwand, Bodenvertiefung) und nicht nur mit seiner Ventralseite in Kontakt mit den Gegenständen der Umgebung bringt, und daß sie maximal wird im Falle allseitiger Reizung (Höhle, Röhre). Die Beobachtungen der freilebenden Tiere und der Tiere in den Naturaquarien machten es von vornherein wahrscheinlich, daß es sich tatsächlich so verhält; sorgt doch allein das Vorhandensein der Aquarienwände schon dafür, daß man außer in den Wohngruben ziemlich selten die Fische frei auf dem Grunde in Ruhestellung beobachtet; gewöhnlich liegen sie an den Wänden, meist in einer der Ecken, wo zwei Wände mit der Bodenfläche zusammenstoßen.

1. Reaktion auf verschiedene Bodenstruktur.

Um mir also ein Urteil darüber zu bilden, wie sich die Zwergwelse der Oberflächenstruktur des Grundes gegenüber verhielten, habe ich ein Versuchsbecken zur Hälfte mit Steinboden (Geröll) und zur Hälfte mit Sandboden versehen und die Tiere dann im Dunkeln „wählen" lassen. Es stellte sich heraus, daß sie die Tendenz haben, bei durchaus ebenem Boden sich auf dem feiner strukturierten Grund aufzuhalten, also in diesem Falle auf dem Sandboden, und wenn ich den Boden halb mit Sand und halb mit Schlick bedeckte,

auf dem letzteren. Eine geringe zufällige Einsenkung im Boden bedeutet bei diesem Versuch übrigens schon Versuchsfehler, da, wie das folgende zeigt, die Thigmoreaktion dadurch so verstärkt wird, daß die Unterschiedsempfindlichkeit gegenüber der Struktur nicht mehr zur Geltung kommt; der Fisch bleibt dann auf jeden Fall in der Mulde liegen, auch wenn diese im gröber strukturierten Bodenbezirk liegt.

Der Versuch mußte im Dunkeln ausgeführt werden; läßt man nämlich diesen Thigmoreiz (der allein von der Grundoberfläche herrührt) mit einem Lichtreiz in Interferenz treten, kombiniert man dazu etwa diesen Versuch mit dem über die Reaktion auf Licht und Schatten, so ergibt sich, daß hier die Lichtreaktion das thigmotactische Reagieren auf verschiedene Bodenstruktur ohne weiteres überwiegt. Man kann durch Vertauschen des Hellteils den Fisch nach Belieben auf Steine oder Sand, Sand oder Schlick locken (Fig. N).

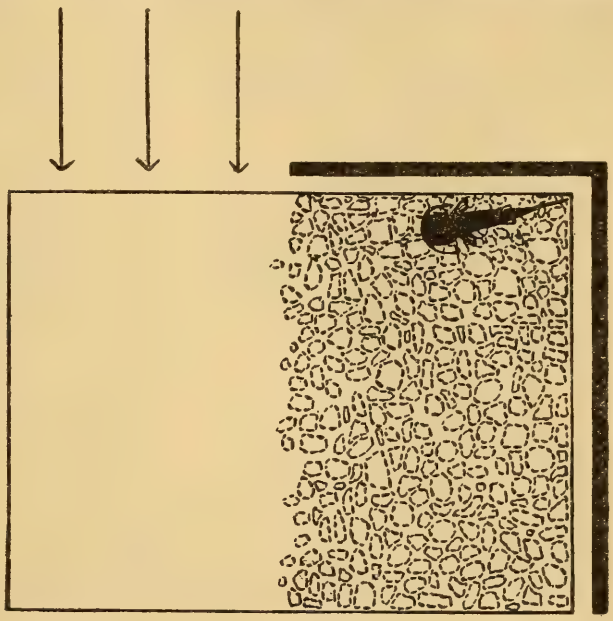


Fig. N.
Interferenz zwischen Lichtreizung und Thigmotaxis gegen den Bodengrund; da Lichtreizung überwiegt, liegt das Tier auf dem Steingrund, im Dunkeln.

Was die finale Bedeutung dieser Reaktion angeht, so kann sie also offenbar nicht groß sein, jedenfalls tritt sie gegen die den übrigen Thigmotaxiswirkungen zuzuschreibende durchaus in den Hintergrund. Sie würde beim freilebenden Tier nur dort einmal ausschlaggebend sein können, wo alle anderen Reizfaktoren über einen größeren Raum hin gleichbleiben, also etwa auf dem Grunde eines großen, einförmigen und stillen Gewässers von mittlerer Tiefe.

Ganz anders wird die Antwort auf die zweite Frage aussehen, die nach den thigmotactischen Reizwirkungen von Gegenständen der Umgebung lautete.

2. Reaktion auf Thigmoreize von Gegenständen der Umgebung; „Kontaktpunkte".

Wie schon bei der Beschreibung der Wohnbauten erwähnt (S. 68), gibt es Versuchsbedingungen, die beim Vorhandensein schützender Objekte neben oder über dem Tier (Steine, Bretter usw.) den Wohngrubenbau unterdrücken. Wir sehen, daß in diesem Falle das Tier sich zwischen zwei oder mehreren Objekten seiner Umgebung so verankert, daß seine Stellung jedesmal eine festgegebene ist: es berührt mit mehreren Punkten seiner Körperoberfläche die Steine oder andere Körper, so daß gar keine Lageveränderung möglich ist, ohne daß die Hautsinnesorgane sie ihm direkt wahrnehmbar machen müssen; hier haben wir also schon eine recht starke dauernde Beeinflussung, die sich auch am freilebenden Tier deutlich bemerkbar machen wird, wenn die jeweilige Umgebung gerade solche Verhältnisse bietet. Die Tatsache, daß eine derartige Verankerung stets zwischen mehreren Steinen stattfindet oder an einer Aquarienwand, die mehreren Punkten einer Körperseite direkten Kontakt bietet, lehrt aber noch mehr: offenbar ist zum Zustandekommen einer typischen „Thigmostellung" überhaupt mehrfache Berührung erforderlich. Und es kommen erfahrungsgemäß häufig dieselben Punkte des Körperumrisses dafür in Betracht, vor allem die Barteln in ihrem distalen Teil, ferner das rostrale Stück des Unterkiefers vor den Bartelansätzen, der erste Strahl der Brustflossen und der Rückenflosse, das Ende der Schwanzflosse und die Seitenflächen des Schwanz- stiels — im ganzen also fast alle distal vorragenden Punkte des Körpers; ich will sie „Kontaktpunkte" nennen (Fig. O).

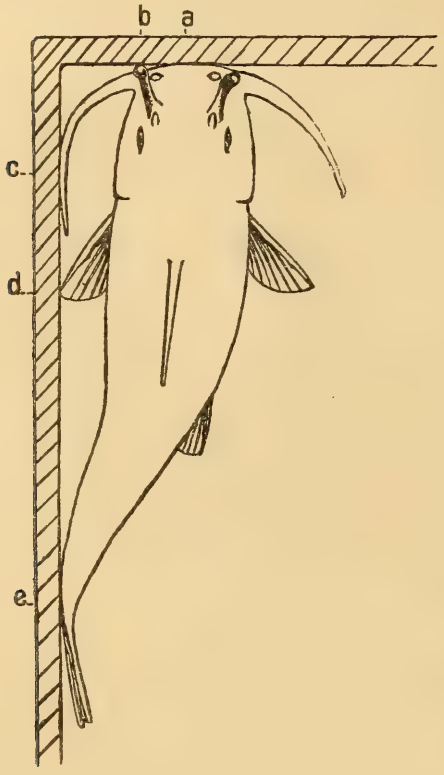
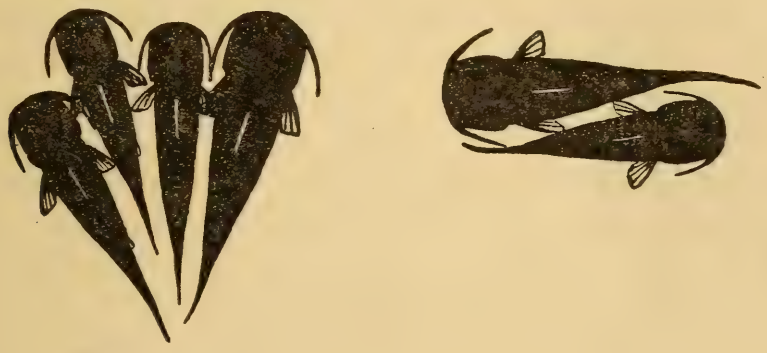


Fig. O.

Thigmomenotaxis in einer Aquarienecke; *a*, *b*, *c*, *d*, *e* die häufigsten „Kontaktpunkte". Unsymmetrische Reizverteilung wird festgehalten.

Hält man in einem Aquarium ohne große Steine usw. mehrere Zwergwelse, so legen sie sich, besonders in den Wohngruben oder

in dunklen Teilen des Aquariums, dicht nebeneinander in Ruhestellung hin, so daß sie sich seitlich berühren. Haben sie dabei die Köpfe nach derselben Seite gewendet, so bedingt ihr Körperumriß eine sektorenförmige Anordnung der einzelnen Tiere (Fig. P). Man sieht aber auch gelegentlich, daß sie sich umgekehrt nebeneinander legen, Kopf des einen neben Schwanz des anderen. Immer berühren sie sich dabei mit den Brustflossen, manchmal schieben sie sich so dicht nebeneinander, daß nicht alle horizontal dem Boden aufliegen, sondern einige sich in einer gezwungenen, nach links oder rechts gedrehten Lage befinden.



a Fig. P. b

Gegenseitige thigmotactische Beeinflussung mehrerer Zwergwelse.
a sektorentörmige Anordnung, b verschränkte Lage.

Sehr bezeichnend sind hierfür auch Reaktionen wie die auf Taf. 6 in Fig. 3 abgebildete. Hier liegt der Fisch an der Außenseite einer großen Tonröhre fest, indem er sich ganz in den Winkel zwischen Grund und Röhrenwand hineindrückt und infolgedessen mit einer Menge auf derselben Seite gelegener Kontaktpunkte, angefangen von der linken Stirnbartel bis zur Schwanzwurzel, diese Wandung berührt.

Es ist beachtenswert, daß einige häufige Kontaktstellen, wie die Enden der Stirnbarteln und des ersten Strahls der Dorsalis, nach oben weisen; wenn man sich erinnert, welche Rolle die „sheltering objects“ (Eycleshymer) z. B. bei der Wahl des Nistplatzes spielen, wie sich die Fische auch sonst gern unter Ballen von Wasserpflanzen verkriechen usw., so wird ersichtlich, daß ihnen die gleiche Bedeutung zukommen muß wie den lateral gelegenen Kontaktpunkten.

3. Thigmotactische Reaktion in Tonröhren.

Zweifellos am ausgeprägtesten sind aber diejenigen Thigmoreaktionen, welche auf gleichzeitige Reizung der Ventralseite der

lateralen und der dorsalen Kontaktpunkte antworten; solche Bedingungen sind experimentell am einfachsten durch Verwendung von Röhren herzustellen. Je nach dem Röhrendurchmesser und der Stärke des Versuchstieres kommt es hier zu allseitiger Reizung und daher oft zu erstaunlich fester Verankerung; mindestens aber bringt die gebogene Bodenfläche in der Röhre, auf der der Fisch liegt, wesentlich mehr Kontaktpunkte zur Wirkung als etwa nur eine Wand, eine Ecke oder einige große Steine im Versuchsbecken.

So ergibt sich z. B. für den Bartelkranz die auf Taf. 6 Fig. 2 photographisch festgehaltene „Spreizenstellung", bei der, wie deutlich erkennbar, die großen Barteln des Oberkiefers und die äußeren des Unterkiefers den Kopf innerhalb des Röhrenquerschnitts ungefähr zentral orientieren. Bei kleinerem Röhrenquerschnitt würden die Stirnbarteln das in der gleichen Weise tun, und die allseitige Reizung wäre praktisch gegeben. Mit einer etwas engeren Glasröhre habe ich sie auch tatsächlich herbeigeführt.

Bemerkenswert dabei war, daß es bei der Glasröhre viel länger dauerte (2—3 Tage) als bei der Tonröhre, bis der Fisch sie annahm. Die Glasröhre war eben innen nicht dunkel, und so gab es keine Reizsummierung der negativen Phototaxis und der Thigmotaxis. Die thigmotactische Reaktionsweise unterliegt also auch hier der phototactischen, während das bei manchen Wirbellosen, z. B. Maxwell's Würmern, unter gleichen Umständen umgekehrt ist. Diese bleiben auch dann in der Glasröhre (deren Lumen dem Durchmesser ihres Körpers entspricht), wenn man sie darin dem vollen Sonnenlicht aussetzt, in dem sie relativ rasch sterben. Nur wenn ich die Glasröhre ganz in die Nähe der Stelle legte, auf der sich der Fisch der phototactischen Einstellung nach aufzuhalten pflegte, und achsenparallel mit seiner Stellung, nahm er schon an demselben Tage die Glasröhre an.

Wie stark übrigens in diesen Fällen die Wirkung der Thigmotaxis ist, wird dadurch bezeichnet, daß es mir mehrfach gelang, den Fisch in der Röhre langsam aus dem Wasser herauszuheben; er blieb so lange am Ort seiner Verankerung liegen, bis das Wasser abgelaufen und ein Fortschwimmen unmöglich gemacht war.

Beantwortung interferierender Reize aus verschiedenen Reizkategorien.

Beweisen also die Ergebnisse solcher Versuche, in denen wir speziell nach thigmotactischer Reizbeantwortung fragten, deren häufiges und starkes Hervortreten, so müssen wir doch außerdem noch eine Anzahl von Beobachtungen dazu berücksichtigen, welche

die gleichzeitige Reaktion auf verschiedenartige Reize betreffen. Wirken zwei Reize aus verschiedenen Sinnesgebieten gleichzeitig auf einen Organismus ein, so werden sie sich entweder in ihrer Wirkung verstärken, oder der eine wird den andern abschwächen bzw. „aufheben“ (Reizinterferenz). Wir haben schon mehrfach bei unseren Versuchen bemerkt, daß es nicht immer möglich ist, alle Reizarten außer der gewünschten vollständig auszuschalten, und daß durch diesen Umstand die Reaktion bedeutend abgeändert werden kann; beim freilebenden Tier, auf das gewöhnlich mehrere Reize gleichzeitig einwirken, werden also recht oft Mischreaktionen erfolgen, wenn nicht die eine Reizart eine oder mehrere andere durchaus überwiegt.

Für *Amiurus* ist es nun sehr interessant, sich an Hand der beobachteten Reaktionen zu vergegenwärtigen, welche Kombinationen da besonders häufig sind und welche Reizkategorie im einzelnen Falle überwiegt. Man kann dazu entweder experimentell mehrere Reizarten kombinieren (s. S. 99) oder auch durch Beobachtung unter möglichst naturähnlichen Verhältnissen feststellen, welchen Kategorien die Reize angehören, die in Interferenz treten können. An den meisten Reizverbindungen, die ich sah, hatte zunächst einmal thigmotactische Reizung Anteil. Wir sehen immer wieder, daß diese Reizart die gesamte Biologie des Zwergwelses beeinflußt, und obgleich sie selten für sich allein einwirkt — in meinen Versuchen nur beim blinden Tier —, ist sie andererseits kaum jemals vollständig ausschaltbar; ich bekam nur beim Licht- und Schattenversuch durch Zufall einmal das Objekt von thigmotactischen Einflüssen ganz frei: beginnender Sauerstoffmangel hatte diesen Fisch gezwungen, sich vom Boden bis nahe zur Oberfläche zu erheben, und so hatte er sich schwebend genau in der charakteristischen Weise zum Licht eingestellt.

Nur die chemische Reizung, welche z. B. bei der Reaktion auf Diffusion von Nahrungsstoffen her auf das Tier einwirkt, hat ohne weiteres die Oberhand auch über die thigmotactische, wie der in Fig. Q, S. 104 abgebildete Versuch sehr augenfällig zeigt. Bei diesem Versuch ist eine Tonröhre quer zum Lichteinfall ins Becken gelegt; das Licht fällt an den beiden Enden der Röhre vorbei und hält den Fisch, der die von ihm bewohnte, sehr dunkle Röhre den ganzen Tag nicht verläßt, gewissermaßen eingesperrt. Gibt man nun etwas Futter in das Aquarium und löst durch das entstehende Diffusionsgefälle die Nahrungsreaktion aus, so kann man sehr schön beobachten, wie der Fisch nacheinander die beiden schon auf ihn einwirkenden

Reizarten überwindet, — zuerst die Thigmotaxis, die ihn in der Röhre in Ruhestellung gehalten hat, dann die Phototaxis, die ihn beim Austritt sich gleich wieder ins Dunkle würde zurückziehen lassen, — um allein dem chemischen Reiz zu folgen. Man beobachtet zunächst die früher beschriebene Einleitungsreaktion, die in mehrmaligen verstärkten Atembewegungen besteht; darauf beginnen erst langsame, dann heftigere Bewegungen der Flossen, und der Fisch wendet ein oder mehrere Male in der Röhre um, sofern es deren Lumen erlaubt. Dann nähert er sich dem einen Ende der Röhre, als wollte er sie verlassen; in dem Augenblick jedoch, wo sein Kopf aus der Röhre hervortritt und das eine Auge vom Licht getroffen wird, hört die Vorwärtsbewegung sofort auf, die paarigen Flossen arbeiten plötzlich vorwärts statt rückwärts, und das Tier bewegt sich rückwärts in die Röhre hinein. Dieser Vorgang wiederholt sich

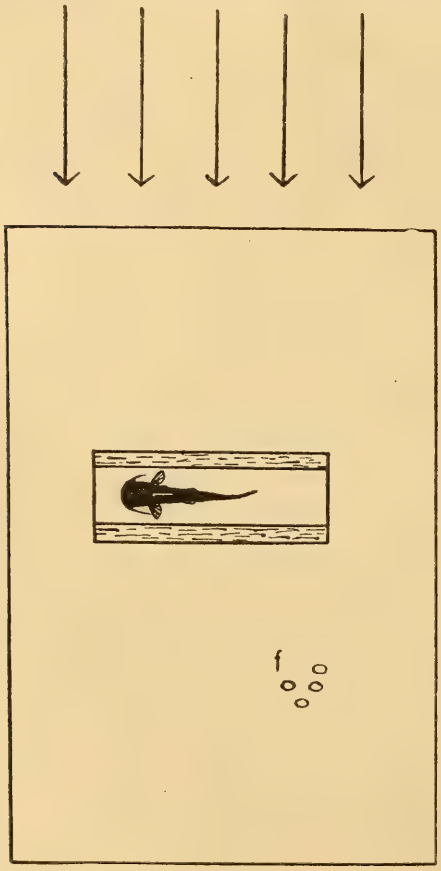


Fig. Q.

Interferenz von chemischer mit photischer und Thigmoreizung. Zustand bei Versuchsbeginn. Bei *f* die chemische Reizquelle (Futterpartikel).

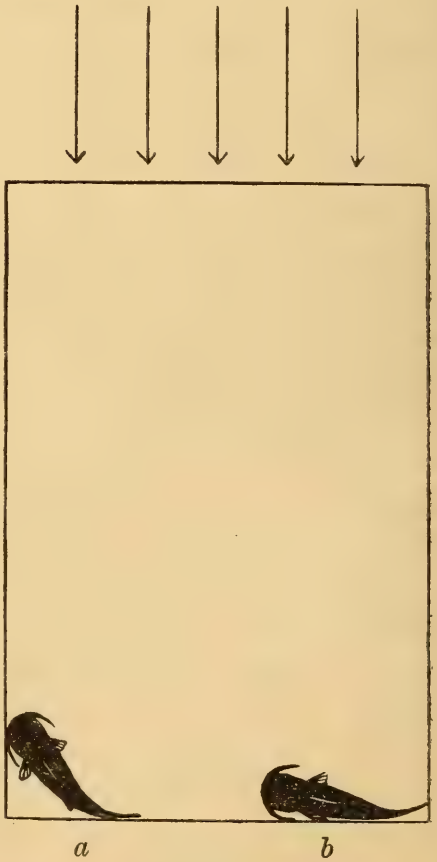


Fig. R.

Interferenz von Licht- und Thigmoreizung.
a Mitteleinstellung, *b* überwiegend thigmomenotactische Reaktion.

einige Male, während die Erregung des Tieres, nach der lebhafteren Bewegung und höheren Kiemenatemfrequenz zu urteilen, ansteigt; schließlich wird ein neuer Versuch, die Röhre zu verlassen, durchgeführt, der Fisch bewegt sich von da ab in lebhafter Suchbewegung durch das Becken hin und her.

An welchem der beiden Röhrenenden die Röhre verlassen wird, ist verschieden und unabhängig davon, welchem Ende die chemische Reizquelle näher liegt; das war zu erwarten, denn die amerikanischen Arbeiten lassen erkennen, daß die chemische Reizeinwirkung keine richtende ist, sondern den Fisch nur allgemein zur Aufnahme der Suchbewegung veranlaßt, bei der er dann zufällig die Reizquelle (Nahrung) findet.

Mit PARKER unterscheiden wir Fernreceptoren (olfactory organs) und Nahreceptoren (gustatory organs), die ersteren im Sinnesepithel der Nasengruben (nasal chambers) lokalisiert, die anderen über die ganze Oberfläche in Sinnesknospen verschieden dicht verteilt, am dichtesten aber auf den Barteln. Der Zwergwels nimmt chemischen Reiz zunächst mittels der Fernreceptoren wahr, deren Erregung ihn reflectorisch zum Aufgeben der Ruhestellung und zur Suchbewegung veranlaßt. Kommt er während der Suchbewegung bis auf solche Nähe an die Reizquelle, daß die Nahreceptoren gereizt werden, so erfolgen, wiederum zwangsläufig, die Bewegungen zum Erfassen der Nahrung, die gemeinhin zum Ziel führen. Damit ist die Reaktion jedoch nicht abgeschlossen, sondern das Tier kehrt auf die vorige Reaktionsstufe zurück, indem es die Suchbewegung noch einige Zeit ausführt; erst bei Ausbleiben neuer, summierend wirkender Reizung kehrt es in die Ausgangsstellung zurück.

PARKER's erfolgreiche Versuche habe ich nicht wiederholt, da kein Grund vorlag, an seinen Ergebnissen irgend etwas zu bezweifeln. Bei der Durchführung der normalen Nahrungsreaktion habe ich mich bemüht, über das Verhältnis der Zeiten für die angegebenen Reaktionsstufen Anhaltspunkte zu gewinnen. Die im Versuchsbecken hierfür ermittelten Werte haben natürlich nur relative Bedeutung, da sie sich bereits bei anderen Abmessungen entsprechend verändern würden. Im allgemeinen fand ich, daß die Latenzzeit (bis zur Aufnahme der Suchbewegung) sehr kurz ist; man muß annehmen, daß unmittelbar nachdem wahrnehmbare Spuren der Diffusion die Sinnesorgane erreicht haben, die Einleitungsreaktion auch schon beginnt; die Suchbewegung dauert erheblich länger, sie endet nicht mit dem Übergang in die höhere Reaktionsstufe, sondern wird nach dem Erfassen und Verschlingen der Nahrung noch einmal einige Zeit ausgeführt; dauert sie nur auffallend kurze Zeit, so hat bereits vom vorigen Versuch her Dressur eingesetzt.

Besonders häufig tritt Interferenz zwischen thigmotactischer und phototactischer Einstellungsreaktion ein. Sie führt zu bemerkenswerten Mitteleinstellungen (Fig. R*a*). Befindet sich der Fisch

in Ruhelage, so ist er, wie wir früher gesehen haben, in den Lichtabfall eingestellt, solange er frei auf dem Grunde liegt (Fig. L, S. 89). Die Ruhestellung unterscheidet sich in nichts von der beschriebenen. Beide Augen erhalten gleichviel oder gleichwenig Licht. Kommt das Tier aber zufällig mit einer der Glaswände, einem Stein oder Ähnlichem in Berührung, so tritt sogleich thigmotactische Beeinflussung dazu auf. Hier zeigt sich nun die Einwirkung des Lichtreizes nicht ohne weiteres als überlegen, wie bei der Reaktion gegen die Struktur des Grundes; aus dem Bestreben, beide Reaktionen gleichzeitig auszuführen, resultiert vielmehr gewöhnlich die in Fig. R *a* angegebene Stellung; seltener ist die Festlegung stark genug, um die Stellung *b* dieser Figur hervorzurufen, bei der die Berührung an mehreren Kontaktpunkten einer Körperseite Verankerung in der Lage bewirkt, daß das eine Auge überhaupt kein Licht mehr erhält; auch diese Mitteleinstellungen werden in der Nähe der lichtfernen Querwand des Aquariums eingenommen, im Bereiche des Lichtminimums im Versuchsfeld.

Es ist also allgemein aus diesen Beobachtungen zu entnehmen, daß bei einer Zusammenstellung der wichtigsten Reizarten ihrer Wirkungsstärke nach die chemische Reizung, welche die Nahrungsreaktion hervorruft, an die erste Stelle zu stehen käme. Denn, wie wir gesehen haben, durchbricht sie auch die phototactische Reaktion ohne weiteres: es ist gleichgültig, ob sich das Tier im Dunkeln oder Hellen befindet, der chemischen Erregung zufolge wird es stets die Suchbewegung auszuführen beginnen. — Dann würden für gewöhnlich die Lichtreize folgen, die das Tier in den dunkelsten Teil seines Wohnraumes verweisen. Außerdem aber und in steter Interferenz mit den photischen Reizen tritt thigmotactische Reaktion sichtbar auf, weil sie auch bei ausschlaggebender Wirkung des Lichtreizes durch dessen Beantwortung nicht einfach „überwunden“ wird und ausfällt, sondern bei der Einstellungsreaktion in den beschriebenen Mitteleinstellungen, beim Licht- und Schattenversuch in einer Abänderung der Reaktionszeit (s. Tabelle II) stets wieder zum Ausdruck kommt. Der letztere Versuch führte anfangs sogar einmal zu dem Ergebnis, daß das Tier in dem sonst gemiedenen helleren Teil blieb, da es durch die Einwirkung der Wände und des Bodengrundes, der aus Sand und Steinen gemischt war und an der betreffenden Stelle wahrscheinlich nicht ganz eben verlief, festgelegt war. Erst nach Entfernung des Bodengrundes gaben die Versuche das normale Bild.

Sind die Augen ausgeschaltet, so gewinnen die Thigmoreize der

Umgebung die Oberhand. Wie früher beschrieben, ist der Fisch in den ersten Tagen nach der Operation sehr unruhig und schwer in Ruhestellung zu beobachten. Tritt schließlich Ruhe ein, so liegt er in den meisten Fällen fest in einer Ecke verankert. Trifft es sich aber, daß er beim Auslauf aus der Vorwärtsbewegung — der Blinde bremst ja nicht mehr koordiniert, sondern läßt sich vorwärtsgleiten — irgendwo mit sehr geringer Geschwindigkeit anstößt, vom Thigmoreiz erfaßt und etwa tatsächlich zum Halten gebracht wird, so bleibt er erstaunlich fest liegen und wird nur durch chemische oder grobe mechanische Reize (hartes Berühren, Wegschieben) wieder in Bewegung gebracht.

Dressurfähigkeit.

Nicht unerwähnt darf schließlich die bedeutende Dressurfähigkeit dieses Fisches bleiben, die wir schon bei den Lichtversuchen kennen gelernt haben und die sich auch sonst, z. B. bei den chemoreceptorischen Versuchen zur Nahrungsaufnahme, störend bemerkbar macht. Die Fische sind sehr wohl imstande, aus Wiederholungen gleicher Versuchsbedingungen auf irgendeine Weise zu lernen, und sie reagieren bei mehrfachen Wiederholungen in immer kürzerer Zeit; die Zeitabnahme setzt manchmal sehr schnell ein, schon nach dem zweiten und dritten Versuch gleicher Anordnung. Um Versuchsfehler zu vermeiden, muß man daher genau auf diese Erscheinung achten; ich habe gefunden, daß beim chemoreceptorischen Versuch Dressur nur dann merklich auftrat, wenn von einem Tier Reizbeantwortung unter gleichen Bedingungen öfters an demselben Tage verlangt wurde; wenn eine Nacht, also eine natürliche „Bewegungsperiode", zwischen zwei gleichen Versuchen lag, konnte man keine auf Dressur zurückzuführende Verkürzung der Reaktionszeit wahrnehmen, es sei denn, man hätte das Tier am Tage vorher bereits in einer ganzen Reihe gleichartiger Versuche fertig dressiert.

Wie fügen sich nun die beobachteten Reaktionen unserer Kenntnis von der reflectorischen Reizbeantwortung der Tiere im allgemeinen ein?

Was die Photoreception angeht, so treffen wir ein Verhalten, das wir mit Loeb als phototactisches, mit Kühn als phototropotactisches bezeichnen müssen; soweit es sich um Orientierungsreaktionen handelt, die die Lage des Tieres zu seiner Umgebung bestimmen, zeigen sie im Effekt das Charakteristische der reinen Tropotaxis: symmetrische Einstellung gegenüber richtenden Reizen,

bei der ein Erregungsgleichgewicht infolge symmetrischer Reizung der betreffenden Sinnesorgane besteht. Wir haben außer dieser reinen Phototropotaxis auch die Wirkung der ausgeprägten Unterschiedsempfindlichkeit des *Amiurus* kennen gelernt, die die Einstellungsreaktion in der Gegend eines relativen Lichtminimums im Reizfelde zustande kommen läßt. — Anders verhält es sich mit der thigmotactischen Reaktion. Diese zeigt zwar auch in ihren extremsten Fällen, in engen Röhren und bei allseitiger Reizung, das Bild ungefährer Reizsymmetrie für die percipierenden Organe beider Körperseiten. Das ist aber nichts Gesetzmäßiges, denn in den Fällen, wo durch Reizung einer Reihe auf einer Körperseite gelegener Kontaktpunkte thigmotactische Festlegung erfolgt (s. Taf. 6 Fig. 3 u. Fig. O, S. 100), vermißt man eine solche Symmetrie vollständig; hier wird im Gegenteil kein Reizgleichgewicht, sondern eine an sich zufällige, einmal gegebene und durchaus unsymmetrische Reizverteilung festgehalten. Diese Reaktionsweise ist daher von der tropotactischen zu trennen und wäre mit Kühn als „Menotaxis“ zu bezeichnen; Kühn bezieht den Ausdruck Menotaxis allerdings nur auf die „Bewahrung einer relativen Lage zu Reizquellen der Umgebung während einer relativen Bewegung“ des Tieres, im Hinblick auf die zahlreichen photischen menotactischen Reaktionen frei beweglicher Tiere. Aber prinzipielle Verschiedenheiten zwischen der Reaktionsweise des Zwergwelses und diesem Begriff ergeben sich daraus nicht. Einen klaren Beweis für den menotactischen Charakter der Reaktion würde es bedeuten, wenn die Tiere bei Entfernung der Gegenstände, die sie gerade berühren, diesen folgen würden, um die thigmotactische Reizverteilung zu bewahren. In diesem Zusammenhang sei an die einleitend erwähnte Beobachtung Eycleshymer's erinnert, der beim frei lebenden Tier das „sheltering object“ über dem Nest langsam in seitlicher Richtung entfernte und sah, wie die Fische tatsächlich dem Gegenstand folgten und das Nest verließen.

Man muß bedauern, daß, wie im Anfang ausgeführt wurde, reflexbiologische Grundversuche an Wirbeltieren bisher so wenig vorgenommen worden sind und daß manche Sinnesgebiete dabei offenbar gar keine Berücksichtigung fanden; so habe ich über Thigmotaxis im weitesten Sinne (wozu man auch die Rheotaxis zu rechnen hat, die hier außer Betracht bleiben konnte), in der Literatur kaum Andeutungen gefunden, abgesehen von den wenig zahlreichen Arbeiten eben über die Rheotaxis der Fische. Im Vorstehenden habe ich mich bemüht nachzuweisen, daß mindestens bei den Boden-

formen unter den Fischen auch diese Reaktionsgruppe sorgfältige Beachtung verdient.

Zusammenfassung.

Die wichtigeren Ergebnisse meiner Beobachtungen lassen sich, kurz zusammengefaßt, wie folgt darstellen:

Amiurus nebulosus hat zwar eine typische Ruhestellung und baut Wohngruben am Boden, ist jedoch seinem Körperbau nach weit weniger an das Bodenleben angepaßt als die vergleichsweise erwähnten Formen. Seine Anpassung daran äußert sich vielmehr überwiegend in seinen Lebensgewohnheiten.

Amiurus ist negativ phototactisch; keine Abstufung oder Veränderung der Beleuchtung läßt positive Reaktion auf Licht eintreten. Bei im übrigen negativer Reaktion erfolgt charakteristische phototropotactische Einstellung zum einfallenden Licht. Spontane, gleichsinnige und gleichzeitige horizontale Augenbewegungen erfolgen in ungleichförmigen Abständen 13—17mal, gleichzeitige vertikale ebenso $^1/_5$ bis $^1/_2$mal in der Minute. Während für die chemoreceptorischen Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme der Gesichtssinn nicht in Frage kommt, spielen die Augen eine keineswegs unbedeutende Rolle zur Regulation während der Vorwärtsbewegung.

Die Kiemenatemfrequenz, die in weiten Grenzen schwankt, stellt einen brauchbaren Indikator des allgemeinen Erregungszustandes dieser Fische dar, da Änderungen in letzterem prompte Frequenzänderungen in gleichem Sinne hervorrufen.

Der Zwergwels ist stark positiv thigmotactisch. Diese Eigenschaft zeigt sich in Beziehung zur Struktur des Bodens und zu Gegenständen der Umgebung (darunter zu den Körpern von Artgenossen); sie besonders zwingt den *Amiurus* zum Bodenleben. Entgegen der Phototropotaxis hat sie menotactischen Charakter. Während die spezifische Reaktion gegen den Bodengrund schwach ist und photischer Reizung unterliegt, tritt die Thigmomenotaxis in vielen anderen Fällen mit dieser in Interferenz. Die verankernde Wirkung der Thigmotaxis läßt sich am besten bei Tonröhrenversuchen feststellen.

Literaturverzeichnis.

Babák, E., Mechanik und Innervation der Atmung, in: Handb. vergl. Physiol., herausg. von Winterstein, Vol. 1.

—, Bemerkungen über die „Hypnose", den „Immobilisations-" oder „Sich-Totstellen"-reflex, den Shock und den Schlaf der Fische, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 166, 1916 (Auszug in: Blätter Aquar. Terrarkde., Vol. 27, 1916).

Baglioni, S., Der Atmungsmechanismus der Fische, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 7, 1917.

—, Zur Kenntnis der Leistungen einiger Sinnesorgane (Gesicht, Tastsinn, Geruchssinn) und des Zentralnervensystems der Cephalopoden und Fische, in: Ztschr. Biol., Vol. 33, 1910, p. 255—286.

—, Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere, in: Ergebn. Physiol., Vol. 9, 1910.

von dem Borne, Der amerikanische Zwergwels (Small catfish) und der Fleckenwels (Spotted catfish) in Deutschland, 2. Aufl., Neudamm 1891.

Doflein, F., Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen, in: Festschr. R. Hertwig, Vol. 3, Jena 1910.

—, Das Tier als Glied des Naturganzen, Berlin 1914.

—, Der Ameisenlöwe. Eine biologische, tierpsychologische und reflexbiologische Untersuchung, Jena 1916.

Eycleshymer, Observations on the breeding habits of Amiurus nebulosus, in: Amer. Natural., Vol. 35, No. 4—9, p. 911—918 (Auszug von Meisenheimer in: Zool. Ctrbl., Vol. 9).

Field, Irving, A., Unutilized fishes and their relations to the fishing industries, in: U. S. Bur. Fisheries Document, Vol. 622, p. 1—50, 1907.

Franz, V., Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Physiol., 1914.

Gardner, Experiments in the Pond culture of trout, suckers and catfish, in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 3, 1883.

Gill, The Millers-thumb and its habits, in: Smithson. miscellan. Coll., Vol. 52, 1908.

Goldsmith, Recherches sur la physiologie de quelques poissons littoraux, in: Bull. Inst. gén. psychol., 1905, p. 51.

Guitel, F., Observations sur les moeurs du Gobius minutus, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 10, p. 92, 1892.

Gurley, The habits of fishes, in: Amer. Journ. Psychol., Vol. 13, 1902.

Haempel, O., Fische, in: Hilzheimer, Handb. d. Biol. d. Wirbeltiere, Stuttgart 1913.

v. Hanstein, R., Biologie der Tiere, Leipzig 1913.

Herrick, C. J., On the morphological and physiological classification of the cutaneous sense organs of fishes, in: Amer. Natural., Vol. 37, 1903.

Hofer, B., Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Teil: Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen, in: Ber. Versuchsstat. München, Vol. 1, p. 115—164, 1907.

Jones, The speckled catfish, in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 4, 1884, p. 321—322.

Jordan, D. St. and B. W. Evermann, The fishes of North and Middle America, in: Bull. U. S. nation. Mus., Vol. 47, 1896.

Jordan, Proposed propagation of Catfish as a food fish, in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 4, 1884.

v. Kaulbersz, Biologische Beobachtungen an Asellus aquaticus, in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Physiol., 1913.

Kendall, Hugh M., Habits of some of the commercial catfishes, in: Bull. U. S. Fish. Comm., Vol. 22, 1902.

Kühn, A., Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen, in: Verh. D. zool. Ges., 1914.

—, Die Orientierung der Tiere im Raum, Jena 1919.

Kreidl, A., Ueber Hypnose bei Fischen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 164, 1916.

Loeb, J., Die Tropismen, in: Winterstein, Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, Jena 1913.

Mangold, E., Hypnose und Katalepsie bei Tieren, Jena 1914.

Parker, G. H., Olfactory reactions in fishes, in: Journ. exper. Zool., Vol. 8, 1910.

Parker and R. E. Sheldon, Sense of smell in fishes, in: Bull. Bur. Fisheries, Vol. 32, 1912.

Rauther, M., Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische, in: Erg. Fortschr. Zool., Vol. 2, p. 517, 1910.

Reuter, F., Die fremdländischen Zierfische, Stuttgart 1912.

Ryder, Biology of Amiurus albidus, in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 3, 1883.

Schiche, E., Vorstudien zu biologischen Beobachtungen an Amiurus nebulosus Les., in: Zool. Anz., Vol. 49, p. 335—343, 1918.

Smith, Hugh M., Acclimatising fishes in the Pacific states, in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 15, 1895.

—, Breeding habits of the yellow catfish, ibid., Vol. 22, 1902.

Steche, O., Die Fische, in: Brehm's Tierleben, 4. Aufl., Vol. 3, Leipzig 1914.

Steinmann, P., Ueber Rheotaxis bei Tieren des fließenden Wassers, in: Verh. naturf. Ges. Basel, Vol. 24, 1913.
—, Versuche über die Rheotaxis der Fische, in: Verh. D. zool. Ges., 1914.
v. Tschermak, A., Studien über das Binokularsehen der Wirbeltiere, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 91, 1902.
v. Uexküll, J., Ueber die Nahrungsaufnahme des Katzenhais, in: Ztschr. Biol., Vol. 32, 1895, p. 548—566.
Unrath, Zur Hypnose bei Amphibien und Fischen, in: Bl. Aquar. Terrarkde., Vol. 29, 1918, p. 193.
Washburn, M., The animal mind (Animal behavior series II), London 1908.
Werner, F., Ueber die Schlafstellungen der Fische, in: Biol. Ctrbl., Vol. 31, 1911, p. 41.

Erklärung der Abbildungen.

Die Photogramme sind aufgenommen mit einem Zeiss-Tessar 1 : 4,5, f = 300 mm, Belichtungszeit $^1/_{50}$ Sek., mittags im Freien bei heiterem Himmel (zeitweise Sonne). Die Tiere wurden bis zum Augenblick vor der Aufnahme mit Karton oder schwarzem Tuch gegen das Licht geschützt. In Fig. 1 bildet den Hintergrund eine in das Photographieraquarium gesetzte Mattscheibe. Die Originalnegative zeigten Bilder von etwa $^4/_5$ nat. Gr.

Tafel 6.

Fig. 1. *Amiurus nebulosus* Les. in Ruhestellung auf Sandboden. Das Tier ist (abgesehen vom Augenrand) mit aufgewirbelten Bodenteilchen bestreut. Zu beachten ist die an den Boden gedrückte Stellung, die Haltung der Barteln und Flossen, der charakteristische Winkel der Rückenflosse mit der Umrißlinie des „Buckels".

Fig. 2. „Spreizenstellung" der Barteln bei Aufenthalt in der Tonröhre (der Fisch ist im Begriff, sich in Ruhestellung zu begeben). Die großen Barteln liegen zum Teil noch dem Boden auf, die äußeren Kinnbarteln berühren ihn gerade noch, die inneren nicht mehr.

Fig. 3. Thigmotactische Reaktion an der Außenseite einer Tonröhre (s. S. 101). Die Barteln sind hier sämtlich weit vorgestreckt, was selten geschieht. Die (zufällige) Bodenmulde, in der der Fisch liegt, verstärkt noch die Reizung.

Nachdruck verboten
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beobachtungen und Betrachtungen über die Beziehungen der Augen zum Nahrungserwerb bei Fischen.

Von

Ludwig Scheuring (München).

Die folgenden Seiten stellen den Niederschlag einer Reihe von Beobachtungen dar, die ich in den Jahren 1913—1914 in den Becken des Schauaquariums der Biologischen Anstalt auf Helgoland machen konnte.

Ich konnte mich nur schwer zu der Veröffentlichung der Studie entschließen, da ich mir voll bewußt bin, daß die Arbeit nicht in allen Punkten als definitiv abgeschlossen angesehen werden kann. Aber da für mich durch den Krieg Verhältnisse geschaffen wurden, die eine Fortsetzung der Untersuchungen in der beabsichtigten Breite und Form in absehbarer Zeit nicht zulassen, und ich auch auf der anderen Seite die bereits gewonnenen Resultate nicht ad acta legen möchte, wage ich sie jetzt schon mitzuteilen, um so mehr als auch eine spätere Fortsetzung sich zwanglos an vorliegende Arbeit als Ergänzung anschließen könnte.

Wenn in den folgenden Seiten manches Vermutung und Theorie bleibt, so liegt das zum Teil daran, daß die Beobachtung von Fischen dadurch erschwert wird, daß wir nur selten den Fisch in seiner natürlichen Umgebung beobachten können. Wir können ihm in sein Medium, das Wasser, nicht folgen und sind gezwungen ihn in künstlicher Umgebung, im Aquarium, zu halten. Beobachtungen, in diesen angestellt, dürfen aber nicht überschätzt werden. Die Bedingungen,

unter denen hier experimentiert wird, sind von den natürlichen doch recht verschieden. Druck und Belichtung sind ganz andere. Dann lassen sich die Tiere meist erst beobachten, wenn sie sich an die veränderte Umgebung gewöhnt haben; vorher macht das aufgeregte Gebaren der Fische jede sichere Beobachtung unmöglich.[1])

Auf der andern Seite können Beobachtungen an eingewöhnten Fischen dadurch getrübt werden, daß die Tiere lernen und ihre natürlichen Gewohnheiten verändern. Am raschesten lernen sie z. B. bestimmte Futterplätze aufsuchen oder an bestimmte Nahrung sich gewöhnen. So erwähnt Bateson, daß eine *Motella*, die doch im Freien auf dem Grunde lebt, in ganz kurzer Zeit lernte, nach über das Wasser gehaltenen Würmern zu schnappen, eine Beobachtung, die ich selber oft an eingewöhnten *Motella* und *Centronotus* machen konnte.

In der Literatur finden wir nur eine Arbeit, die sich mit der Nahrungssuche der Fische beschäftigt: W. Bateson, „The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait". Alles andere, was wir im Folgenden zu berücksichtigen haben, ist weit zerstreut und zum Teil auch recht verschiedenartig.

Die Bedingungen, unter denen die Fische ihrer Nahrung nachgehen, sind sehr verschieden; ebenso vielseitig sind auch die Mittel, mit denen sie ihre Beute aufsuchen. Man kann in dieser Hinsicht die Fische in 4 nicht scharf voneinander abgegrenzte Gruppen einteilen. Der rasche, lebhafte Oberflächenfisch, der in der hellen Mittagssonne auf rasch fliehende Krebse und Fische Jagd macht, wohl auch einmal über das Wasser herausspringt, um ein sich dort tummelndes Insect wegzuschnappen (wie dies Forellen häufig tun), muß über tüchtige Sehfähigkeiten verfügen (Gadiden, Scombriden, Salmoniden und Esociden). Bei dem Aasfresser, der tagsüber im Dunkeln versteckt, erst des Nachts auf die Nahrungssuche geht, muß der Geruchssinn am stärksten entwickelt sein (Anguilliden und Rajiden). Eine dritte Gruppe ist bei ihrem Beuteerwerb in erster Linie auf ihr Tastgefühl, das in langen Cirren und Barteln seinen Sitz hat, angewiesen (Pristiophoriden,

1) Wie fein nervös manche Fische sind, mag ein Beispiel erläutern. In einem Becken des Schauaquariums befanden sich einige Köhler (*Gadus virens*), die schon über 2 Jahre in Gefangenschaft gehalten wurden. Die Tiere gingen sehr gefräßig auf jegliches Futter. Wurden sie aber einmal zwecks Reinigung ihres Beckens in das nebenanliegende gesetzt, was sehr vorsichtig und sorgfältig geschah, so schossen sie wie toll umher und nahmen 8 Tage lang keine Nahrung zu sich.

Blenniiden und Gobiiden). Bei manchen weidenden Fiedfischen scheint der Sitz dieses Tastgefühls in den Mund (Gaumen) verlegt zu sein. Sie nehmen bei der Nahrungssuche die Gegenstände in das Maul, kauen darauf herum und spucken das nicht Zusagende wieder aus; sie verlassen sich also auf ihren Geschmackssinn (manche Grundhaie und auch Cypriniden).

Im Folgenden wird uns hauptsächlich die Rolle der Augen beim Nahrungserwerb interessieren.

Dort, wo die Fische in der Hauptsache ihre Beute mit den Augen aufsuchen und erkennen, zeigen diese selber ein recht verschiedenartiges Verhalten. Bei den einen Arten sitzen sie nahezu unbeweglich im Kopfe; bei anderen sind sie imstande große Exkursionen auszuführen, durch die es ermöglicht wird, die Umgebung auf dem denkbar größten Umkreis (bis zu 360°) nach Nahrung abzusuchen, sie sozusagen optisch abzutasten. Zu den ersteren gehören die freischwimmenden, agilen Raubfische, während die letztere Eigenschaft den meisten Plattfischen und den Rundfischen zukommt, die wie diese im Sande vergraben auf Beute lauern. So wurde ich denn auch zur vorliegenden Untersuchung durch die Betrachtung der sehr großen und beweglichen Augen von *Pleuronectes microcephalus* angeregt.

Der Zweck einer solchen ausgedehnten Augendrehung kann unmöglich der sein, Feinde zu erspähen und sich vor ihnen in Sicherheit zu bringen. Denn dazu würde es bei der hüpfenden, schwerfälligen Bewegungsart der Plattfische meistens zu spät sein, und außerdem sind diese ja auch schon durch die weitgehende Anpassung ihrer Farbe an die Umgebung und durch das Einbuddeln in den Sand gegen Sicht ausreichend geschützt. Im Gegenteil, hier könnten die Augen, die meist eine sehr stark reflectierende, leuchtende Iris besitzen, eher zum Verräter als zum Beschützer werden. Die Augenbewegung kann nur den Zweck haben, Beutetiere in einem größeren Umkreise wahrzunehmen.

Augenbewegungen bei Fischen wurden von verschiedenen Forschern beobachtet. Nach Wiedersheim (1888) sind die Augenbewegungen der Fische unbedeutend.

Nagel (1896) beobachtet bei der Barbe, daß beim Senken des Kopfes um 20° eine „Raddrehung“ der Augen nach oben um 10° stattfand.

Nach Beer (1894) sind die Augenbewegungen der Fische recht verschiedenartig. So kann z. B. *Rhomboidichthys podas* seine Augen

„fast wie eine Schnecke einziehen und vorstrecken". Ausgedehnte Retractionsbewegungen werden auch für *Lophius* und *Uranoscopus* und verschiedene Pleuronectiden beschrieben. Drehbewegungen findet Beer vorzüglich entwickelt bei *Serranus*, den Syngnathiden, den Blenniiden und den Labriden. „Die Fische der beiden letztgenannten Arten sehen Einen direkt an, ohne sich sonst zu bewegen. Das Blickfeld der Labriden dürfte größer sein, als das des Menschen." Beer hebt ferner auch schon den Mangel an Koordination bei den Augenbewegungen mancher Fische hervor. Seine Angaben werden später im wesentlichen von Hess (1912) bestätigt.

v. Tschermak (1911) dagegen schreibt: „Die Fische zeigen vollkommene Starrheit der Augenstellung."

Die weitgehendsten Beobachtungen verdanken wir Bateson (1890). „The eyes of fishes are not capable of much rotation, but those of the dory, wrasses, lump-sucker, and pipe-fishes can all be moved and are used independently of each other. The eyes of the loach (*Nemacheilus barbatula*) are also movable, but to a less extent" (p. 229). Und p. 242 heißt es: „In some as the bream (*Pagellus*) the eyes are practically fixed; while in others as in the pipe-fishes (Syngnathidae), dory (*Zeus faber*) and wrasses (Labridae) the eyes are capable of considerable movement, and are used independently like those of the chamaeleon."

Betrachten wir nun die Augenbewegungen und die Sehfelder einiger Fische. Wir werden bald finden, daß bei weitaus den meisten Symmetrischen eine Koordination der Augenbewegung zu beobachten ist, d. h. wenn das eine Auge sich nach einer Richtung dreht, so macht das andere eine gleichsinnige und gleichzeitige Exkursion mit. Bei allen Unsymmetrischen besteht dagegen eine größere Unabhängigkeit in der Bewegung beider Augen. Eine Ausnahme von dieser allgemeinen Regel machen nur die Rundfische, die ähnlich wie die Plattfische ein Grundleben führen und wie diese ganz oder teilweise im Sande vergraben sind. Bei diesen, z. B. bei *Trachinus* und *Callionymus*, kann das eine Auge unabhängig von dem anderen bewegt werden, ähnlich wie bei *Pleuronectes*, *Solea* und *Rhombus*. Die Exkursionsbreite der Augenbewegung sowohl als auch der Grad der Unabhängigkeit voneinander ist innerhalb dieser Gruppe recht verschieden und bei *Trachinus* weit größer als für *Callionymus* und für Pleuronectiden bedeutender als für Soleiden. Im extremsten

Fall können die Augen so weit nach hinten gedreht werden, daß beide nach hinten blicken.

Die Koordination der Fixierbewegungen beider Augen ist am stärksten bei Fischen mit ausschließlich freischwimmender, räuberischer Lebensweise. Hier finden die Augendrehungen immer nur gleichzeitig, gleichsinnig und im wesentlichen nur in einer Ebene, der Horizontalen, auf sehr kurzen Bogen statt: die Stellung der beiden Augen zueinander und ihre Bewegungen beherrscht ein starres Gesetz.

Treffend charakterisiert v. Tschermak zum erstenmal die kurzen, ruckweisen Bewegungen beider Augen bei diesen Fischen: ... Der Fisch „läßt nur kurz ehe er eine plötzliche Wendung im Schwimmen ausführt, für einen Moment seine beiden Augen nach der intendierten Bewegungsrichtung zucken“ (p. 454).

Dieses „Hinzucken“ und die „plötzliche Wendung“ hängen bei den agilen Raubfischen (Köhler, Makrele, Hecht, Forelle) reflectorisch miteinander zusammen. Wir werden später noch sehen, welchen Wert diese Einrichtung für den Fisch hat.

Einen größeren Exkursionswinkel haben die Augen einiger Fische der Litoralzone, die zwischen Steinen und Pflanzen ihrer Nahrung nachgehen. Die Bewegungen beider Augen sind bei ihnen noch ziemlich eng miteinander verbunden und verlaufen gleichzeitig und gleichsinnig, aber sie beschränken sich nicht mehr auf die Horizontale, sondern diese Fische können auch nach oben und nach unten fixieren. In manchen Fällen kann sogar eine mäßige Rotation beobachtet werden. Als Vertreter dieser Gruppe nenne ich: *Spinachia aculeata*, *Nerophis aequoreus*, *Chirolophis galerita*, *Centronotus gunellus* und *Ctenolabrus rupestris*.[1])

Auch Wiedersheim (p. 615) führt aus, daß das Blickfeld der Labriden größer ist als das des Menschen, und daß bei Syngnathiden, Blenniiden und Labriden der Mangel an Koordination

---

1) Bateson hatte Ähnliches für *Zeus faber*, *Labrax*, *Cyclopterus* und *Nerophis* beobachtet und bei diesen Tieren für jedes Auge selbständige Bewegungen beschrieben. Für *Cyclopterus* und *Zeus* reichen die von mir gemachten Beobachtungen nicht aus, um mich zu der Bateson'schen Mitteilung zu äußern. Dagegen kann ich ihm in bezug auf *Labrax* und *Nerophis* nicht folgen. Wohl sind die Augenbewegungen dieser Tiere schon recht ausgiebige, sowohl in der Horizontalen als auch in der Vertikalen, aber nie konnte ich feststellen, daß beide Augen nicht zu gleicher Zeit und unabhängig voneinander bewegt wurden.

zwischen beiden Augen auffalle. Ich kann ihm hierin nicht ganz folgen.

Im dritten Falle, bei Plattfischen, sind die Augen nicht nur, wie schon erwähnt, großer Bewegungen nach allen Richtungen fähig, sondern die Drehung des einen Auges vollzieht sich in gewissen Grenzen unabhängig von der des anderen, und nur bei extremen Exkursionen zieht die Bewegung des einen eine solche des anderen nach sich.

Wie es in den Lebensgewohnheiten der raschen Schwebefische zu denen der langsamen, schleichenden Strandfische und von diesen zu den im Sande vergrabenen Grundfischen mannigfaltige Übergänge gibt, so können auch solche in der Art und Möglichkeit der Augenbewegungen beobachtet werden.

Bei der Betrachtung der Augen der Fische, ihrer Stellung und ihrer Bewegung treten uns einige Probleme von allgemeiner Wichtigkeit entgegen. Das wichtigste ist zweifelsohne das des binocularen Sehens und der Entfernungsschätzung. Letzteres ist von ersterem in hervorragendem Maße abhängig, wenn nicht völlig durch dieses bedingt, obgleich dabei auch noch andere Momente, wie z. B. Accommodationsgefühle, mitbestimmend sein dürften.

Daß ein Sehen mit beiden Augen bei den meisten Fischen in mindestens einer Richtung (nach vorn) besteht, konnte ich sowohl für eine Reihe von Rundfischen als auch für alle Plattfische beobachten. Um diese Beobachtungen durch Zahlen zu unterstützen, wurden die Sehfelder der einzelnen Augen bestimmt.

Zur Bestimmung der Sehfelder wurden die Tiere vermittels Gummibänder und Tücher auf einer Bleiplatte fixiert und mit dem Kopfe in die Mitte einer drehbaren, mit Gradeinteilung versehenen Scheibe gebracht und dann mit einem Augenspiegel die optimalen Grenzlinien der Blickfelder (d. h. Sehwinkel plus Exkursionsbreite) beider Augen abgelesen. Wo ein Fixieren auf der Scheibe infolge der Größe und der Kraft der Tiere unmöglich war, beschränkte ich mich darauf, durch Schätzung die Sehfelder annäherungsweise festzustellen. Dazu wurde der Kopf des Fisches in die Mitte der graduierten Scheibe gebracht und durch Anvisieren von oben und von der Seite festgestellt, ob und in welchem Umfange eine Überkreuzung der Sehfelder stattfand.

Die Ablesung der Sehfelder erfolgte nach dem Cornealreflex. Die erhaltenen Winkel sind also je nach der Stärke der Corneal-

krümmung um einige (5—15) Grad zu groß, ein Fehler, der immer von Fall zu Fall berücksichtigt und abgerechnet wurde.

Zur Kontrolle dieser durch Messung und Vergleichung gefundenen Werte wurden in der Biologischen Versuchsanstalt für Fischerei in München noch Versuche an dem fressenden Tiere angestellt. Verschiedene Forellen wurden einzeln in Becken auf Futterabnahme vom Finger dressiert. Die Fische wurden sehr lange eingewöhnt und während mehreren Wochen beim Fressen beobachtet. Es wurden ihnen Futterstücke sowohl an die Glaswand als auch im Wasser mit einer langen Pinzette oder an einem Draht vorgehalten, ohne daß sie den Fütternden oder die Hand sehen konnten. Es muß dabei sehr sorgfältig verfahren werden und man muß zusehen, daß die Wasseroberfläche nicht bewegt wird, da sonst das Tier sofort aufmerksam wird. Nun wurde das Futterstück von hinten in der Horizontalen und auch in der Vertikalen langsam im Bogen in einem Abstand von dem Fisch nach vorn geführt.

Durch wiederholte Beobachtungen und Vergleiche konnte ich so feststellen, daß das Blickfeld der Forelle nach hinten in der Horizontalen 160—170° und in der Vertikalen ungefähr 150° beträgt. Die Entfernung, auf die die Tiere (12—15 cm lang) deutlich reagierten, betrug 30—40 cm.

Um das Überkreuzen der Sehfelder festzustellen, wurde ein Auge dadurch ausgeschaltet, daß ihm die Linse herausgenommen wurde.[1]) Diese Operation stört anscheinend das Befinden des Tieres nicht sehr stark; wenigstens nahmen die Fische am nächsten Tage schon wieder Futter und zeigten sich auch nicht sehr aufgeregt. Wenn nach einigen Tagen das Verhalten der Tiere wieder normal war, wurden, wenn der Fisch ruhig stand, wieder mit einem Draht oder einer langen Pinzette Futterstücke von hinten auf der operierten Seite im Bogen in 15—20 cm Abstand nach dem Kopfe zu bewegt. Die Forelle wurde aufmerksam und stellte sich auf den Köder ein, wenn er auf 10—15° der Sagittalebene genähert war. Das Auge der anderen Seite percipierte also um diesen Winkel über die Mittellinie hinaus. Das binoculare Sehfeld beträgt also 20—30°.

Im allgemeinen wiesen die einäugigen Tiere nicht ganz normales

1) Die Operation läßt sich auf folgende Weise leicht ausführen: mit einem scharfen Skalpell wurde die Cornea aufgeschlitzt und durch schwachen Druck die Linse ausgepreßt und mittels einer kleinen Schere abgeschnitten. Es kommt dabei zu gar keiner Blutung, und die Tiere scheinen auch keine größeren Schmerzen zu empfinden.

Verhalten auf. Abgesehen davon, daß sie eine schwache Schiefstellung des Körpers zeigten, schienen ihre Bewegungen vorsichtiger. Beim Fressen war der Stoß, mit dem sie die Nahrung schnappten, nicht so sicher und exakt wie bei intakten Fischen. Die Entfernungslokalisation erscheint gestört. Diese im Aquarium gemachten Beobachtungen wurden mir durch Aussagen von Fischern bestätigt. Diese erklärten übereinstimmend, daß einäugige Fische immer in schlechterem Ernährungszustande seien als gesunde.

Es wurden in bezug auf ihre Sehfelder sämtliche bei Helgoland häufigen Rundfische in mehreren Exemplaren untersucht: *Gadus merlangus*, *Gadus morrhua*, *Gadus virens*, *Gadus pollachius*, *Lota molva*, *Labrax lupus*, *Centronotus gunellus*, *Zoarces vivipara*, *Chirolophis galerita*, *Spinachia aculeata*, *Nerophis aequoreus*, *Cottus scorpio*, *Trigla hirundo* und *Ctenolabrus rupestris*. Bei allen konnte, für die einzelnen Arten wechselnd, ein binoculares Sehfeld von 10—30° festgestellt werden.

Trachinus draco und *Trachinus vivipara* zeigten auch nach oben eine Überkreuzung der Sehfelder von 10—15°.

Über die Verhältnisse bei einigen Plattfischen geben die Tabellen Aufschluß. Bei den in ihnen angegebenen Zahlen handelt es sich (wie oben) um Mittelwerte, die durch den Vergleich der Resultate von mehreren Fischen gewonnen wurden.

Pleuronectes limanda.

Binoculares Sehfeld		
	1. nach vorn	55°
	2. nach oben	55°
	3. nach hinten	10°
Sehfeld eines Auges in der		
	Horizontalen	210°
	Verticalen	200°
	Sagittalen	250°
	(erscheint bei —70°).	

Pleuronectes platessa.

Binoculares Sehfeld		
	1. nach vorn	40—50°
	2. nach oben	25—35°
	3. nach hinten	—

Sehfeld eines Auges in der

Horizontalen	160—170°
Verticalen	130—140°
Sagittalen	215°

(erscheint bei —65°).

Pleuronectes microcephalus.

Binoculares Sehfeld

1. nach vorn	35—40°
2. nach oben	50—60°
3. nach hinten	10—15°

Sehfeld eines Auges in der

Horizontalen	210°
Verticalen	140°
Sagittalen	205°

(erscheint bei —25°).

Solea lutea.

Binoculares Sehfeld

1. nach vorn	50—60° asymmetrisch
2. nach oben	70—80°
3. nach hinten	nicht nennenswert

Sehfeld eines Auges in der

Horizontalen	210°
Verticalen	140°
Sagittalen	190°

(erscheint bei —10°).

Rhombus maximus.

Binoculares Sehfeld

1. nach vorn	55°
2. nach oben	65°
3. nach hinten	20°

Sehfeld eines Auges in der

Horizontalen	210°
Verticalen	135°
Sagittalen	225°

(erscheint bei —45°).

Bei diesen Zahlen bedeutet das —Zeichen die Erstreckung des Sehfeldes unter die Horizontale nach vorn.

Der Wert einer solchen zum Teil so weitgehenden Überkreuzung der Sehfelder beider Augen kann nur darin gesehen werden, daß durch sie für das Tier die Möglichkeit einer Entfernungsschätzung gegeben ist; denn wäre dies nicht der Fall, so wäre es unerfindlich, wozu ein Doppelsehen in der Hauptbewegungsrichtung! Ein solches könnte nur von Nachteil für das Tier sein.

Das Zustandekommen einer Tiefenlokalisation fordert ein Inbeziehungsetzen der einzelnen Bilder beider Augen im Gehirn. Wie dies dort erfolgen könnte — alle Fische, Amphibien und Vögel haben ein vollkommenes Chiasma opticum — wird später zu untersuchen sein. Ich halte es aber nicht für richtig, aus dieser Tatsache allein diesen Tiergruppen ein Tiefensehen überhaupt abzusprechen, wie dies Ramon y Cajal (1899) tut. Auch schon Joh. Müller hatte aus dem gleichen Grunde ein binoculares Gesichtsfeld überhaupt geleugnet (1826).

Nach Beer (1894, p. 624) „konnte es in Anbetracht der zumeist stark seitlichen Stellung der Augen und der totalen Sehnervenkreuzung zweifelhaft erscheinen, ob die große Mehrzahl der Fische ein binoculares Sehen hat".

Harris (1902) dagegen läßt unter den Fischen nur einigen großen Raubhaien ein binoculares Sehfeld zukommen. (p. 111) „It is true, that in all Teleostean fishes the eyes are either set laterally or back to back no attempt at binocular vision being possible, but in some of the Elasmobranchs, as the fox shark (*Alopecias vulpes*) and the Porbeagle shark (*Lamna cornubica*) the eyes are set well forward, and these animals must possess a considerable degree of binocular vision." Weiter betont er die Beziehungen zwischen binocularem Sehfeld und räuberischer Lebensweise. (p. 112) „The presence of binocular vision in animals seems to one to depend upon their feeding habits, rather than upon their social position. Carnivorous animals, which have to follow up and catch their prey, which is likely to be dodging hither and thither in the attempt to elude their captor, require especially keen sight for their purpose, and it is manifestly an advantage for them to be able to keep both eyes fixed at the same time upon the moving object. To effect this, their eyes are set in forwards allowing of more or less binocular vision. Amongst fishes this arrangement is found only in a few of the Elasmobranchs, carnivorous fishes with rapid power of

localisation ...; a few types only have required it, and that to an imperfect degree."

Nach Hess (1912) ist eine binoculare Wahrnehmung bei vielen Fischen sicher (p. 759).

v. Tschermak (1911), der sich speziell mit dem Sehen der Haustiere befaßt, findet überall ein binoculares Sehfeld und bringt dies auch in Beziehung zum körperlichen Sehen (p. 454). „Das Vorhandensein eines gewissen, wenn auch beschränkten, binocularen Gesichtsraumes hat sich bei allen, bisher genau untersuchten Wirbeltieren objektiv nachweisen lassen ... Die wohl den gesammten Wirbeltieren zukommende funktionelle Beziehung beider Netzhäute erstreckt sich, wenigstens in vielen Fällen, bestimmt auch auf die Vermittelung von Tiefen- und Reliefeindrücken."

„Der Besitz von Tiefenlokalisation verrät sich bei Hühnern und Tauben bereits dadurch, daß die Pickhöhe und der binoculare Abstand übereinstimmen; anscheinend stufen die Tiere auch den Muskelimpuls nach dem Entfernungseindruck ab ... Ähnliches gilt von der Fischbrut, welche nach der Fallstrecke eines ins Wasser geworfenen Zuckerstückchens hascht ... Die Forelle legt sich gleich anderen Fischen in einem bestimmten Abstand von dem Köder auf die Lauer und schießt eventuell gerade auf ihn los, anscheinend den Impuls nach dem Entfernungseindruck abstufend; jedenfalls sieht sie ein gerade vorn in der Mittellinie des Körpers befindliches Objekt relativ deutlich."

Der Gedanke an eine sehr genaue Entfernungsschätzung wird dem Beobachter direkt aufgedrängt, wenn er einen Raubfisch, z. B. *Gadus virens*, beim Fressen betrachtet. Ruhig schwimmt das Tier umher, seine Augen sind nur in ganz schwachem Umfange in der Horizontalebene beweglich. Erregt nun ein ins Wasser geworfener Futterbrocken oder Futterfisch seine Aufmerksamkeit — dies kann auf einem Umkreis von über 100° nach jeder Seite geschehen —, so zucken seine Augen nach diesem hin, und sofort, man kann ruhig sagen gleichzeitig, stellt sich auch der ganze Körper in Richtung auf den Gegenstand ein. Einige, fast spielende Flossenbewegungen bringen den Fisch in einen bestimmten Abstand von der Beute — je nach der Größe des Tieres ist dieser verschieden —, und jetzt, für den Bruchteil einer Sekunde ein kurzer Halt, um dann mit einem raschen, sicheren Vorwärtsschnellen die Beute sozusagen in das Maul hineinzustoßen. Gerade diese letzte Bewegung verblüfft durch ihre Exaktheit. Der Fisch muß, um sie ausführen zu können, die Ent-

fernung deutlich erkannt und die Kraft des Zustoßens genau abgestuft haben.

Ehe wir nun die Frage des Zustandekommens der Tiefenwahrnehmung weiter verfolgen, müssen wir erst sehen: wie steht es überhaupt mit der Sehfähigkeit der Fische?

Diese rein ophthalmologisch zu bestimmen, haben verschiedene Forscher unternommen. Plateau, Hirschberg, Beer, Franz und v. Sicherer beschäftigen sich damit, die Dioptrienzahlen der Fische festzustellen.

Hirschberg (1882) untersucht in der Luft und in dem Wasser und findet für ersteren Fall —13 bis —40 und (für den Hecht) unter Wasser —1,6 bis —2,4 Dioptrien.

Plateau (1884) fand eine Myopie von —16 bis —27 Dioptrien.

Beer (1894) bestimmt die Refraktion des Fischauges sowohl im aufrechten Bild als auch durch Skiaskopie. „So habe ich bei ca. 100 Fischen die Refraktion bestimmt und bei den meisten Arten eine leichte Hypermetropie, nur bei wenigen Myopie gefunden" (p. 541). Auf Grund von anatomischen Untersuchungen und Messungen des Abstandes der recipierenden Schicht von der Linse kommt Beer jedoch zu dem Schluß, daß dieser Hypermetropie in Wirklichkeit eine Myopie entspricht. p. 548 gibt er eine Tabelle der Dioptrienzahlen der von ihm untersuchten Fische. Sie bewegen sich von +3 (*Lophius piscatorius*) bis zu —12 (*Labrus turdus*). „Den von mir untersuchten Fischen ist eine mäßige Myopie — ca. +3 bis —12 Dioptrien — im Ruhezustand des Auges zuzuschreiben." Bei der Refraktionsbestimmung in Luft findet auch Beer ganz abenteuerliche Kurzsichtigkeit (—16 bis —256 Dioptrien).

Franz (1905) bestimmt die Sehfähigkeit einiger Haie und findet ebenfalls für diese eine leichte Myopie (—2 bis —4 Dioptrien).

v. Sicherer (1911) untersucht 18 Arten von Süßwasserfischen skiaskopisch und kommt zu ähnlichen Zahlen. Für die am Grunde lebenden Fische stellt er eine schwache Myopie oder Emmetropie fest. (Kaulbarsch —2,5 bis —6 D.; Aal —4 D.; Schrätzer —1 bis —2 D.; Koppe —0,5 D. und Rutte +1 D.) Dagegen sind die im klaren Wasser lebenden Raubfische hyperotrop. (Forelle +5 bis +9 D.; Barbe +9 bis +10 D.; Rotfeder +8 bis +15 D.; Hecht +10 bis +11 D.; und Barsch +10 bis +15 D.) „Aber die so gefundene Hypermetropie entspricht in Wirklichkeit einer myopischen Refraktion. Wegen der außerordentlich kurzen, hinteren Brennweite, wegen der relativ großen Niveaudifferenz zwischen den licht-

reflectierenden Gebilden, deren Refraktion bestimmt werden kann, und der mit dem Augenspiegel meist nicht unterscheidbaren lichtrecipierenden Netzhautschicht, muß die wahre Refraktion erst aus Messung aller dieser Faktoren errechnet werden" (p. 482).

Alle diese Untersuchungen haben also für das Fischauge im Ruhezustand eine leichte Kurzsichtigkeit ergeben, die, wie Beer (p. 533) wohl mit Recht meint, ihre Erklärung darin findet, daß selbst das klarste Wasser auf größere Strecken hin undurchsichtig ist.

Diese Myopie wird korrigiert durch eine weitgehende Accommodationsfähigkeit des Fischauges in die Ferne, die zum erstenmal von Beer nachgewiesen wurde. „. . . So kann nunmehr der überwiegenden Mehrzahl der Teleostier das . . . Vermögen einer negativen Accommodation d. h. einer aktiven Einstellung des Auges in die Ferne zugesprochen werden (p. 584).

Als Accommodationsapparat fungiert bei Fischen die von Haller (1762) entdeckte und später von Leydig nach ihm benannte Campanula Halleri, die durch Kontraktion eine Annäherung der Linse an die Netzhaut und so eine Einstellung des Auges in die Ferne bewirkt, „ganz ähnlich, wie in vielen unserer photographischen Apparate zu gleichem Zweck das Objektiv dem lichtauffangenden Schirm genähert werden muß" (Beer, p. 606).[1])

Beer stellte fest, daß die durch die Kontraktion der Campanula Halleri erreichte Accomodationsbreite zwischen 4 bis 10 Dioptrien schwankt. Für gewöhnlich ist das Fischauge (in Ruhe) auf die Nähe eingestellt. Dafür spricht auch schon die Zunahme der Hypermetropie bei längerem Skiaskopieren, die von v. Sicherer (p. 487) aufgefallen ist.

Die Schnelligkeit, mit der die Retraktion der Linse und so die Accommodation erfolgt, scheint bei den verschiedenen Arten recht verschieden zu sein. Beer sagt darüber p. 588: „Relativ geringe Latenz und rasche Retraktion findet sich bei den Labriden, Perciden und Spariden; bei *Hippocampus* und *Blennius* bewegt sich die Linse, wenn man sehr kurz reizt [gemeint ist mit elektrischem Strom], mit einem plötzlichen Ruck retinalwärts und wieder zurück.... Längere Latenz und langsamere Retraktion findet sich bei den

1) Zur genaueren Information über die Campanula Halleri verweise ich auf die Arbeiten von Haller (1762), Leydig (1852), Manz (1857 u. 1858), Hirschberg (1882), Beer (1894), Franz (1905, 1906 u. 1913) und Deichsel (1908).

Gobiiden, Pleuronectiden, bei *Uranoscopus* und bei den Scorpaenen; am längsten dauert es bei den Pediculaten.[1]) Man kann . . . „beiläufig als Regel angeben, daß die Accommodation bei den agilen Grundfischen, bei den rasch und virtuos die Flut durcheilenden Schwebefischen und bei den pelagischen Schwimmern am raschesten erfolgt, am langsamsten bei den trägen Grundfischen, welche auf dem Meeresgrunde auf Beute lauern und selten und unbeholfen umherschwimmen".

Franz prüft die Resultate von Beer nach und bestätigt sie im wesentlichen. Er findet aber bei Gadiden einen völligen Mangel von Accommodationsbewegungen, für die auch Beer eine solche mit Bestimmtheit nicht hatte nachweisen können.

Die Verschiebung der Linse muß eine Wanderung des Bildes auf der Retina nach sich ziehen, denn der Augenhintergrund wird während des Accommodationsvorganges nicht gedreht. Beer glaubt deshalb, daß, wenn alle Teile der Netzhaut gleichwertig sind, der Fisch gewöhnt ist, „verschieden distante Objekte mit verschiedenen Netzhautstellen zu sehen" (p. 623) und da es, nach seiner Ansicht ein binoculares Sehen bei Fischen nicht gibt, in der Wahrnehmung des Bildes durch verschiedene Rhabdomgruppen ein Mittel zum Entfernungsschätzen sehen zu dürfen. „Bei ihrem monocularen Sehen dürften zur Tiefenwahrnehmung die Accommodationsgefühle wesentlich beitragen. Den Fischen könnte aber zur sicheren Abschätzung der Entfernung außer den vom Retractor lentis gelieferten Innervationsgefühle, die Größe der Verschiebung der äußeren Objekte über die Netzhaut als Anhalt dienen.

Die Annahme Beer's, daß alle Teile der Netzhaut gleichwertig seien, trifft aber nicht zu. Vielmehr gilt allgemein, daß bei Tieren, die irgendwelche Fixierbewegungen ausführen, sei's mit den Augen, sei's mit dem augentragenden Körperteil, eine Stelle deutlichsten Sehens, eine Fovea centralis, ausgebildet ist. Und auch bei einer ganzen Reihe von Fischen ist eine regionale Verschiedenheit der

1) Nach Franz (1906, p. 440) darf aber aus der Schnelligkeit der Accomodationsbewegung nicht der Schluß gezogen werden, daß die Tiere gut sähen. Nach ihm hat die ruckweise Vorwärtsbewegung der Linse bei *Blennius* und *Hippocampus* ihren Grund vielmehr in dem Umstande, daß bei kleineren Augen bei elektrischer Reizung der Strom weniger verzweigt wird und so der Reiz auf die Campanula am stärksten ist. Er konnte Ähnliches für die kleinen Augen von *Cottus* beobachten.

Rhabdomschicht nachgewiesen.[1]) Franz (1913) faßt p. 70 ff. die Resultate, die über diesen Punkt vorliegen, zusammen. „Bei den Teleostiern kennen wir außerordentlich mannigfaltige Verschiedenheiten der Netzhautbildungen. . . . Vielen Teleostiern fehlen allerdings wohl regionäre Verschiedenheiten mit Ausnahme des aller einfachsten Falles, einer ganz allmählichen und gleichmäßigen Zunahme der Netzhautausbildung von peripher nach central.“ Die Form und die Lage der Fovea ist sehr verschieden und von der Gestalt des Bulbus sowohl als auch von der Art der Inanspruchnahme nach einer bestimmten Sehrichtung abhängig. Für unsere Zwecke genügt es festzustellen, daß es in der Retina vieler Fische eine Stelle deutlichsten Sehens gibt.

Wir haben S. 123 bereits das Gebaren eines Raubfisches beim Fressen beobachtet und gesehen, daß gleichzeitig mit der Augendrehung nach einer Seite auch die Längsachse des Körpers nach dieser Richtung hin eingestellt wird. Dieser Vorgang erfolgt so rasch und immer mit der gleichen Pünktlichkeit, daß es den Anschein hat, als ob die beiden Bewegungen in einem festen, reflectorischen Verhältnis zu einander ständen.

Es liegen in der Literatur einige Angaben vor, die sich mit dem Verhältnis der Augenstellung zur Körperachse und der Körperbewegung, resp. zur Gleichgewichtslage des Körpers befassen: Lee (1892) fand, daß bei Fischen nach Durchschneidung des Nervus accusticus dauernde Fehlstellung der Augen nach der operierten Seite hin eintrat.

v. Tschermak beobachtete, daß, wenn man einen Fisch außerhalb des Wassers auf die Seite legt, er das nach oben gerichtete Auge ebenso stark senkt, wie er das nach unten gerichtete hebt.[2])

Am eingehendsten beschäftigt sich E. F. Lyon (1901) mit „compensatory motions in Fishes“. Bog er den Schwanz eines intakten Fisches oder auch von solchen, denen der Acusticus durchschnitten war, hin und her „the eyes turned as promptly as compasneedles . . . (p. 79). . . . If . . . the tail was bent towards the ani-

1) Ich verzichte darauf, hier alle Originalarbeiten zu zitieren, und verweise auf die Zusammenfassung von Franz, in: Lehrb. vergl. mikrosk. Anat. von Oppel, 7. Teil: Sehorgan. Dort findet sich auch ein vollzähliges Literaturverzeichnis.

2) Diese Augendrehung ist den meisten Teichwirten bekannt und wird von ihnen z. B. bei Karpfen angewandt, um zu sehen, ob der Fisch noch gesund und lebensfähig ist.

mals' right side, the right eye turned forward, the left eye backward" (p. 80). Reflexbewegungen unterblieben, wenn der Spinalstrang durchschnitten war. In einer früheren Arbeit (1899) hatte Lyon schon den Einfluß von Blendungen auf die kompensatorischen Augenbewegungen untersucht und diese auch nach der Blendung gefunden.

Ich kann die Resultate Lyon's für intakte sowie für einseitig geblendete *Gadus morrhua*, *Gad. pollachius* und *Ctenolabrus rupestris* bestätigen. Die Beziehungen zwischen Augen- und Körperbewegungen sind bei vielen Rundfischen sehr enge; sie stehen zueinander in einem starren reflectorischen Verhältnis. Die Stellung beider Augen zueinander ist immer die gleiche und durchaus starr. Fixierbewegungen können immer nur von beiden Augen gleichsinnig und gleichzeitig ausgeführt werden, und der Augenbewegung folgt unmittelbar, kompensatorisch die des ganzen Körpers. Die Augendrehung und das Einstellen des Körpers erfolgen ruckweise. Ist die Längsachse in die beabsichtigte Sehrichtung eingestellt, so gehen die Augen langsam in ihre Normalstellung zurück.

Wir konnten bis jetzt folgendes feststellen:

1. Abhängigkeit der Bewegung beider Augen voneinander, die so weit geht, daß die Achsen beider Augen zueinander bei gleicher Entfernung des fixierten Punktes immer den gleichen Winkel bilden.
2. Kompensatorische Bewegungen zwischen Augen und Körper.
3. Fische sind im Wasser normal- oder schwach kurzsichtig.
4. Negative Accommodation — d. h. Einstellung des Auges in die Ferne — findet bei sehr vielen Fischen statt.

Bringen wir diese 4 Tatsachen in Beziehung zu dem Verhalten der Raubfische, so wird deren Gebaren beim Beuteerwerb voll verständlich. Mit den großen, durch die runde, der Cornea nahe anliegende Linse sehr stark periskopischen, häufig etwas vorstehenden Augen nimmt der Fisch bei seinem steten Umherschwimmen in weitem Umkreise alles wahr. — Die Periskopie reicht seitlich in sehr vielen Fällen bis zu 160 und 170° nach hinten. — Es ist dabei gar nicht nötig, daß die wahrgenommenen Gegenstände scharf gesehen werden, sie werden dem Fische doch auffallen, besonders dann, wenn sie in Bewegung sind, denn meistens wird das Bild des Gegenstandes auf die seitlichen Netzhautpartien fallen, die nach den Untersuchungen von Aubert für Bewegungsreception weit empfindlicher sind als die Fovea.

Erregt nun irgendein Gegenstand die Aufmerksamkeit des Fisches, so fixiert er ihn. In dem gleichen Augenblick, in dem die

Augen nach dem Gegenstand zucken, stellt sich auch die Körperachse senkrecht auf ihn ein. Ein leichtes Spiel der Flossen und der Fisch hat ihn in die Entfernung seiner deutlichen Sehweite und zu gleicher Zeit in den Raum seines binocularen Gesichtsfeldes gebracht.

Nun eröffnen sich 2 Möglichkeiten:

1. Der Fisch accommodiert nicht und hat nur eine deutliche Sehweite, oder

2. das Fischauge ist accommodationsfähig.

In beiden Fällen wird es für den Fisch am praktischsten sein, wenn in dem Moment, in dem er den Gegenstand deutlich sieht und als Beute erkennt, der Schnappreflex ausgelöst wird. Im ersten Fall wird das deutliche Erkennen immer die gleiche Stoßbewegung auslösen, da ja die deutliche Sehweite immer die gleiche ist. Diese Möglichkeit finden wir verwirklicht bei Gadiden, denen ja kein Accommodationsvermögen zukommt.

Im zweiten Fall muß dem Fisch noch ein Mittel gegeben sein, durch das er in den Stand gesetzt wird, die Kraft des Zustoßes nach der Entfernung zu richten. Hierfür werden dann die von Beer betonten Accommodationsgefühle in Betracht kommen. Möglich wäre es aber auch, daß der Fisch so lange wartet, resp. so nahe an die Beute herangeht, bis er beim Accommodieren das Bild immer mit der gleichen Netzhautstelle (Fovea) sieht und immer mit der gleichen Kraft zustößt. Letzteres scheint mir überall dort das Wahrscheinlichere, wo beide Augen ganz starre Abhängigkeit voneinander haben, da hier ein binoculares Sehen meist nur in einem verhältnismäßig engen Gesichtswinkel erfolgt. Die deutliche Sehweite bei Ruhestellung des Auges würde dann innerhalb der Entfernung liegen, in der der Fisch binocular wahrnimmt. Denn diese ist abhängig von dem Sehwinkel, der von der Blicklinie beider Augen nach dem Gegenstand zu gebildet wird.

Betrachten wir uns nun die Fische näher, die in der Uferregion zwischen Algen und Steinen ihre Nahrung suchen. Hier gibt es welche, die, als echte Tagtiere, tagsüber in steter Bewegung umherschwimmen und Pflanzen und Steine nach Genießbarem absuchen, und solche, die, in Löchern und Ritzen verborgen, auf Beute lauern und diese mit raschem Stoß erhaschen. Wieder andere sind tagsüber tief im Schlamm oder im Blattgewirr versteckt und gehen nur nachts auf Nahrungssuche aus. Für die Ersteren geben die Labriden und Syngnathiden gute Beispiele; *Centronotus*, *Zoarces* und

Chirolophis sind zur zweiten Gruppe zu rechnen, während Aal und Rochen echte Nachttiere sind.

Die Labriden sind ganz ausgesprochene Tagtiere; abends gehen sie schlafen. Diese Beobachtung kann man im Helgoländer Aquarium jeder Zeit machen. Beleuchtet man nachts das Becken, in dem tagsüber 20—25 *Ctenolabrus rupestris* umherspielen, so sieht man zunächst keinen einzigen — wenn man von oben dagegen in das Wasser schaut, so kann man hin und wieder ein Exemplar beobachten, das auf einem Stein ruhend unbeweglich dasteht —, und erst nach einer geraumen Weile kommen die Tiere aus ihrem Versteck hervor. Die Sehfähigkeiten dieser Fische sind anscheinend sehr gute, und sie lesen vollkommen sicher die kleinen Kruster, Würmer und Schnecken einzeln von den Pflanzen ab. Die Augen stehen schwach konvergent zueinander. Diese Konvergenz wird erhöht dadurch, daß die Pupillen nach vorne ausgebuchtet sind. Nur selten sind die Augen in Ruhe, meist werden sie ständig bewegt. Die Bewegung vollzieht sich ruckweise und in der Hauptsache auf der Horizontalen, schwache Rotationsbewegungen kommen vor, jedoch können Exkursionen des einen Auges unabhängig von der des anderen nur sehr beschränkt ausgeführt werden. *Ctenolabrus* leuchtet sozusagen mit seinen Augen die Pflanzen und den Boden nach Beutetieren ab. — *Lacuna* bildet seine Hauptnahrung. — Ob hier aber die von Beer erwähnte Möglichkeit, daß der Fisch bei ruhigem Auge allein durch Linsenverschiebung seine Umgebung optisch abtastet, zur Verwirklichung kommt, wage ich nicht zu entscheiden.

Ziemlich starke Kreisdrehungen führen die Augen der Syngnathiden aus. Hier sind die im Verhältnis zum Kopfe sehr großen Augen sehr nahe beieinander und konvergent über die rüsselartig verlängerte Schnauze des Tieres gestellt. Ein binoculares Sehfeld besteht sowohl nach vorn als auch nach unten. Dieses findet seine Erklärung wohl darin, daß die Tiere selten einmal horizontal, sondern meist schief, häufig sogar vertikal zwischen den Pflanzen schwimmen oder, besser ausgedrückt, durch das Spiel der langen Rückenflosse schweben. Durch Undulieren des Flossensaumes schwebt das Tier um die Algen und zieht mit seinem Rüssel, wie mit einer Pipette, kleine auf diesen sitzende Tiere (*Podoceros* wird bevorzugt) ein.

Ein Gegenstück zu dem in der Hauptsache nach unten gerichteten Blickfeld der Syngnathiden bietet *Zoarces vivipara* und besonders *Chirolophis galerita*, bei denen die Augen nahe beieinander, deutlich konvergent auf dem Scheitel stehen und nach oben gerichtet sind.

Die Fixierbewegungen der Augen sind sehr ausgesprochene. Besonders der Aalkönig fixiert sowohl durch Dreh- als auch durch einfache Auf- und Abbewegung der Augen sehr schön, und er weiß seine Beute mit dem nach oben gerichteten Maule sicher zu schnappen. In der Freiheit dürften ihm hauptsächlich Mysideen zum Opfer fallen; wenigstens wurden diese von frisch gefangenen Tieren im Aquarium zuerst genommen. Magenuntersuchungen konnte ich nur in zwei Fällen anstellen, und beide Male waren die Resultate derselben dadurch getrübt, daß die Tiere über Nacht in Hummerkörben gefangen worden waren und Hummerköder (zerquetschten *Carcinus*) gefressen hatten. Immerhin ersieht man daraus, daß *Chirolophis* beim Nahrungserwerb nicht ausschließlich auf die Augen angewiesen ist.[1]) Das Gleiche gilt auch von der Aalmutter (*Zoarces*), die auch gelegentlich in Hummerkörben gefangen wird.

Noch weniger ist *Motella* bei der Beutesuche von den Augen abhängig. Hier sind sie auch ziemlich klein. Das Tier verläßt sich in erster Linie auf seine Mund- und Lippentaster, die nach den Untersuchungen von Bateson (1890, 2) Sinnesorgane tragen, und tastet durch suchende, an das Schnüffeln eines Hundes erinnernde Bewegungen die Umgebung nach Freßbarem (kleinen Muscheln und Schnecken) ab. Geblendete Tiere suchen ihre Nahrung genau wie normale.

Bei den Grundfischen, zu deren Betrachtung wir jetzt kommen, sind Übergänge sowohl zu den sehtüchtigen Schwebefischen als zu den feinfühligen Schlammwühlern sowie zu den lichtscheuen Aasfressern in allen Abstufungen vorhanden. Die Rollen, die bei ihnen die Augen spielen, sind deshalb recht verschieden. Bei Formen, bei denen durch die Augen die Beute gefunden wird, stehen diese in hoher, den Kopf und Körper überragender Lage. Die Periskopie des Auges ist durch Anlagern der kugeligen Linse dicht an die Cornea noch erhöht und wird durch ausgiebigste Bewegungsmöglichkeit des Bulbus noch vervollständigt. Durch ersteren Umstand wird wohl das Bild, weil sehr viele Randstrahlen an seinem Zustandekommen beteiligt sind, getrübt; aber bei den nicht gerade beweglichen, ja trägen Plattfischen ist ein Zuschnappen doch nur in

1) Ob dem buschförmigen Kopfputz dieser Tiere irgendwelche Sinnesfunktion zukommt, muß ich dahingestellt sein lassen. Einige angefertigte Präparate und Schnitte lassen eine reiche Nervenverzweigung erkennen: ausgesprochene Nervenendorgane sind jedoch nicht vorhanden.

nächster Nähe möglich, und es genügt, wenn der Fisch seine Beute auf kurze Entfernung und in der Sagittalen scharf erkennt. Für Wahrnehmung von Bewegungen sind aber die Bilder, die von den Randstrahlen entworfen werden, sicher noch brauchbar. Die Augenbewegung der Grundfische erfolgt sowohl bei symmetrischen (*Trachinus*) als auch bei unsymmetrischen (Plattfischen) unabhängig von der Körperstellung. In welch weitem Maße die Augen beweglich sind, haben wir auf der Tabelle S. 120 ff. bereits gesehen. Auf den ersten Blick scheint es auch, als ob die Bewegung des einen Auges sich von der des anderen völlig getrennt vollziehe. Bei genauerem Zusehen kann man hier jedoch eine bestimmte Aufeinanderfolge der Drehungen beobachten. Bemerkt z. B. ein Plattfisch einen Gegenstand, der rechts von ihm von vorn nach hinten (gemeint ist die praktische rechte Seite, nicht die morphologische) vorbeischwimmt, so dreht sich zunächst das rechte Auge nach dieser Richtung. Mit ruckweisen kurzen Zuckungen des Bulbus folgt der Blick. Ist eine bestimmte Winkelstellung der Sehachsen beider Augen erreicht, so führt auch das linke Auge Rechtsdrehungen aus. Kommt nun der fixierte Gegenstand in die Frontalebene und beginnt das rechte Auge nach hinten zu sehen, dann schnappt das linke mit einem kräftigen Ruck nach links um, wobei der Drehwinkel, den es beschreibt, größer als 180° ist. Von nun ab machen beide Augen entgegengesetzte Bewegungen, beide drehen sich nach der Mitte zu. Dies geschieht zwar nicht gleichzeitig, doch hat es den Anschein, als ob ein gewisser Grad der Drehung des einen Auges die Bewegung des anderen nach sich ziehe.

Der Zweck dieser Umschnappbewegung — ähnliche Reflexe sind für die Augen von *Daphnia pulex* bekannt — dürfte wohl folgender sein. Wenn auch nach hinten ein binoculares Sehfeld erreicht werden soll, so müssen sowohl beim Sehen nach vorn als nach hinten die gleichen Zahlengruppen affiziert werden. Dies ist aber durch eine Umschnappbewegung leichter zu erreichen als durch Drehung nach der gleichen Seite. Denn im letzten Falle müßte das äußere Auge (in unserem Beispiel das linke) um mindestens 90° mehr gedreht werden, also über das rechte hinweg, wenn eine Überkreuzung der Sehfelder erreicht werden sollte. Bei einer solch starken Drehung würden aber sowohl die Augenmuskeln als auch besonders die Augennerven gezerrt werden.

Auffallend ist, daß bei den Formen, die die größte Exkursionsmöglichkeiten der Augen haben (Pleuronectiden), das Chiasma

opticum monomorph ist, d. h. daß bei typischen Tieren (Linksexemplaren bei Linksseitern und Rechtsexemplaren bei Rechtsseitern) immer der Nerv des gewanderten Auges dorsal liegt, daß dagegen bei Soleiden, die lange nicht so gut entwickelten Augen sowie auch nicht so ausgedehnte Augenbewegungen aufweisen, das Chiasma, wie bei allen Rundfischen, dimorph ist, d. h. in prozentual gleichem Verhältnis bald der rechte bald der linke Nervus opticus im Chiasma dorsal liegt.[1])

Nach meinen Beobachtungen zeichnet sich der dorsal liegende Nervus opticus bei allen Fischen mit starken Augenbewegungen durch seine Schlappheit aus.

Da, wie wir gesehen haben, die Drehung der Augen so erfolgt, daß beim Zustandekommen eines binocularen Sehfeldes nach vorn und nach hinten immer die gleichen Netzhautelemente gereizt werden, so muß die Wahrnehmung, ob sich ein Gegenstand dem Fisch von vorn oder von hinten nähert, durch das Muskelgefühl der Oculomotorii vermittelt werden; denn in beiden Fällen sind die Augenmuskeln verschieden gespannt.

Das Zuschnappen der Plattfische erfolgt ausschließlich in der Sagittalen, so z. B. schnappt *Rhombus maximus* nur nach vorn oben; er ist bei seinem Beuteerwerb ausschließlich auf die Augen angewiesen. Das Gleiche gilt auch für *Pleuronectes microcephalus*, den agilsten aller Plattfische. Er schnappt nach oben, nach vorne und auch gelegentlich, da er sich gern an überhängenden Steinen anhängt, nach unten. *Pleuronectes platessa* liest in der Hauptsache Würmer, Schnecken und Echinodermen vom Boden auf oder schnappt Würmer und Kruster dicht über demselben. Oft kommt es aber auch vor, daß sie den Boden mit ihren Lippen abtastet und Muscheln usw. ins Maul nimmt, darauf herumkaut und Nichtzusagendes wieder ausspuckt. Ziemlich träge sind *Solea vulgaris* und *S. lutea;* bei ihnen spielen die Augen für den Beuteerwerb anscheinend eine geringe Rolle. Sie verlassen sich mehr auf ihr Tastgefühl. Dafür spricht die reiche Anhäufung von kleinen Barteln auf der unteren Kopfseite, zu denen der rechtsseitig sehr viel stärker ausgebildete Nervus facialis führt. Nervenendorgane konnte ich auf zahlreichen Schnitten

1) Mit diesem Gegenstand beschäftigen sich die Arbeiten von Parker, Dunker und Mayhoff, wo auch der Selektionswert des Chiasmas für die Plattfische auf Grund der eben erwähnten mechanischen Störungen (Zerrungen des Opticus) erörtert wird. Atypische Exemplare zeigen eine größere Sterblichkeit.

durch die Barteln nicht finden, wohl aber ein stark ausgebildetes Nervenpolster unter der Epidermis.

Der Schnappreflex wird auch bei Plattfischen immer auf die gleiche Entfernung ausgelöst. Der Fisch wartet anscheinend, bis ihm des Bild seiner Beute immer auf der gleichen Retinastelle erscheint.

Der Vollständigkeit halber müssen wir jetzt noch der Fische gedenken, die als Dämmerungs- und Nachttiere bei ihrem Nahrungserwerb wenig oder gar nicht auf die Augen angewiesen sind. Für sie ist die Ausbildung des Tast- und Geruchsvermögens ausschlaggebend. Meist sind die Augen dieser Tiere klein und schlecht entwickelt (z. B. bei *Anguilla*). Wenn bei manchen Formen die Augen noch beträchtliche Größe und Funktionstüchtigkeit aufweisen, so liegt das wohl in der Phylogenie dieser Tiere, in ihrer Abstammung von typischen Augentieren, begründet.[1])

Wenn wir z. B. bei einigen Grundhaien, die, als Aasfresser oder Schlammwühler, zu den Tieren gerechnet werden müssen, die bei ihrem Nahrungserwerb nicht auf die Augen angewiesen sind und bei denen überdies die Stellung der Augen zu dem Mund keine Möglichkeit bietet, die Nahrungsaufnahme zu kontrollieren, Einrichtungen finden, wie sie sonst nur hochentwickelte Sehorgane aufweisen, so müssen wir diese als von einer früheren Entwicklungsstufe mit herübergebracht ansehen. So ist wohl kaum vom ökologischen Standpunkte aus einzusehen, warum *Scyllium canicula* und *Raja batis* ausgesprochen Irisreaktionen zeigen, wie diese von Franz beobachtet wurden. Bedenken wir aber, daß die Vorfahren der jetzt boden-

1) Man hat häufig das Größerwerden der Augen des Aales vor seiner Wanderung zum Ozean als eine Anpassung an die lichtschwachen Tiefen, die er aufsucht, gedeutet. Ich möchte folgendes dagegen einwenden. Immer wurde nur eine scheinbare Vergrößerung des Augapfels beobachtet. Ein Vergleich der Anzahl der Rhabdome in dem gewöhnlichen und in dem vergrößerten Aalauge ist meines Wissens noch nicht angestellt worden. Ich möchte nun überhaupt bezweifeln, daß das Auge als solches größer wird, und glaube vielmehr, daß man es hier mit einer der vielen Degenerationserscheinungen zu tun hat, die man an geschlechtsreifen Aalen findet. Schmidt hat bei dem einzigen bis jetzt gefangenen laichreifen männlichen Aal gefunden, daß die ganze Schädelkapsel stark hyalin und spongiös degeneriert war. Sollte so nicht etwa das Größerwerden des Auges nur auf einer Erweiterung der Orbita beruhen? Mir will es nach den Beobachtungen, die ich an einem fast laichreifen *Conger*-Weibchen in Helgoland machen konnte, so scheinen.

bewohnenden Rajiden an der Oberfläche lebende Raubhaie waren, so verstehen wir diese Einrichtung.

Ich muß jetzt kurz noch eine Frage streifen, deren Beantwortung von prinzipieller Wichtigkeit ist. Leider ist es mir nicht möglich, infolge des Wechsels meiner Tätigkeit hierauf eine Antwort zu geben, und ich muß sie auf eine spätere Untersuchung, zu der ich hoffentlich einmal Gelegenheit haben werde, verschieben. Die Frage ist die: wie werden bei binocularem Sehen und totalem Chiasma opticum im Gehirn die Bilder beider Augen zueinander in Beziehung gesetzt und wie kommen sie zur Deckung? Daß dies in den Gehirnbahnen ermöglicht werden muß, stellt eine Forderung dar, die nach meiner Ansicht unumgänglich ist.

Es dürfte hierfür eine der Commissuren zwischen den beiden Lobi optici in Frage kommen. Wenigstens will mir auf Schnitten durch das Gehirn von Schollen und *Callionymus* scheinen, als ob Fasern des Augennerven die optischen Ganglien durchsetzten und durch die vordere Commissur miteinander in Beziehung träten und so eine partielle Aufspaltung der totalen Kreuzung bewirkten, wie sie bei höheren Wirbeltieren in den unvollständigen Chiasma verwirklicht ist.

Literaturverzeichnis.

Aubert, H., 1886, Die Bewegungsempfindung, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 39, p. 347—370.

Bateson, W., 1890, The sense organs and perceptions of Fishes; with remarks on the supply of bait, in: Journ. mar. biol. Assoc. London, Vol. 1, p. 225—256, tab. 27.

—, 1890, Sense of touch in the Rockling, ibid., p. 214.

Beer, Th., 1894, Die Accomodation des Fischauges, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 54, p. 523—560, tab. 3.

Deichsel, G., 1908, Beiträge zur Kenntnis des Knochenfischauges mit besonderer Berücksichtigung der Accomodation, Dissert., Breslau.

Dunker, G., 1900, Variation mit Asymmetrie bei Pleuronectes flesus, in: Wiss. Meeresuntersuch. (N. F.), Helgoland, Vol. 3, Heft 2.

Franz, V., 1905, Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 40, p. 697—840, tab. 29.

—, 1906, Beobachtungen am lebenden Selachierauge, ibid., Vol. 41, p. 429—471.

—, 1913, Sehorgan, in: Lehrb. vergl. mikrok. Anat. von A. Oppel, 7. Teil, 417 pp. und 431 Textfigg.

Haller, A., 1762, Mémoire sur les yeux de quelques poissons, in: Mém. Acad. Sc. Paris.

Harris, W., 1904, Binocular and stereoscopic vision in Man and other Vertebrates, with its relation to the decussation of the optic nerves, the ocular movement and the pupils-light reflex, in: Brain, Journ. Neurol., Vol. 27, p. 107—147.

Hess, C., 1912, Gesichtssinn, in: Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, 554 pp., 3 tab., 45 Textfigg.

Hirschberg, I., 1882, Zur Optik und Ophthalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen, in: Arch. Anat. Physiol., Jg., 1882, p. 493—526.

Lee, 1892, Ueber den Gesichtssinn, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 6.

Leydig, F., 1857, Lehrbuch der Histologie der Menschen und der Thiere, Frankfurt a. M.

Lyon, E. P., 1901, Compensatory motions in Fishes, in: Americ. Journ. Physiol,, Vol. 4, p. 75—83.

Manz, W., 1858, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Accomodation des Fischauges, Diss., Freiburg i. B.

Mayhoff, H., 1912, Ueber das monomorphe Chiasma der Pleuronectiden, in: Zool. Anz., Vol. 39, p. 78—86.

Müller, J., 1837, Handbuch der Physiologie.

Nagel, W. A., 1894, Vergleichend-physiologische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, mit einleitender Betrachtung und der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie, in: Bibliotheca zool., Heft 18.

Parker, G. H., 1901, The crossing of the optic nerves in Teleosts, in: Biol. Bull., Vol. 2, p. 335—336.

—, 1903, The opticchiasma in Teleosts and its bearing on the asymmetry of the Heterosomata (Flatfishes), in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College, Vol. 40, p. 219—241.

Plateau. 1884, Sur la vision des poissons et des Amphibies, in: Acad. Roy. Belgique, Vol. 33 des Mém. cour.

Ramon y Cayal, S., 1899, Die Struktur des Chiasma nervorum opticorum nebst einer allgemeinen Theorie der Nervenbahnen. Deutsch von I. Besler, Leipzig.

v. Sicherer, O., Untersuchungen über die Refraktion des Auges der Süßwasserfische, in: Arch. vergl. Ophthalmol., Vol. 1, p. 481—488.

v. Tschermak, 1910: Das Sehen der Wirbeltiere, speziell der Haustiere, in: Tierärztl. Rundschau, Vol. 16, p. 453—454.

Wiedersheim, R., 1886, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. (1909).

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Friedrich Cohen in Bonn
Buchhandlung und Antiquariat
kauft stets Bibliotheken und einzelne Werke aus dem Gebiete der Naturwissenschaften und Mathematik.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere.

Herausgegeben von
Arnold Lang †
Zürich

Fortgeführt von
Karl Hescheler
Zürich

Lieferung 10.

Erster Band: **Protozoa.** Dritte Lieferung.

Inhalt:

Protozoa (Urtiere). Von Prof. Max Lühe, Königsberg i. Pr.
(S. 321—416; Abbild. 323—391.)

Das Handbuch der Morphologie soll in 6 Bänden erscheinen.
Die Ausgabe erfolgt in Lieferungen.

Einteilung des Werkes.

Band I: Protozoa. Bearbeitet von Prof. Max Lühe † in Königsberg.
(erschienen bis Seite 416 [Bd. I, Lfg. 1—3]).

Band II: Metazoen. Bearbeitet von Dr. S. Tschulok in Zürich, Prof. Val. Haecker in Halle a. S., Prof. Arnold Lang † in Zürich.
(erschienen bis Seite 160 [Bd. II, Lfg. 1]).

Band III: Mesozoen und Zoophyten. Bearbeitet von Prof. O. Maas † in München. — Platoden (inkl. Nemertinen). Bearbeitet von Dr. J. Wilhelmi in Berlin-Dahlem. — Würmer. Bearbeitet von Prof. K. Hescheler in Zürich.
(erschienen bis Seite 146 [Bd. III, Lfg. 1]).

Band IV: Arthropoden. Bearbeitet von Prof. W. Giesbrecht † in Neapel, Prof. E. Bugnion in Blonay s. Vevey, Dr. Marie Daiber in Zürich, Dr. Carl Börner in Naumburg a. S.
(erschienen bis Seite 694 [Bd. IV, Lfg. 1—5]).

Band V: Mollusca. Bearbeitet von Prof. K. Hescheler in Zürich.

Band VI: Echinodermen und Enteropneusten. Bearbeitet von Professor Arnold Lang † und Prof. K. Hescheler in Zürich.

Preis für Lieferung 1—8 (1912—1914) und 9—10 (1920): je Mk 15.— (einschließlich Teuerungszuschlag des Verlags). Für die weiteren Lieferungen wird der Preis je nach Umfang einzeln berechnet.

Neuere Schriften zur Hochschulreform.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die allgemeine und experimentelle Biologie bei der Neuordnung des medizinischen Studiums. Von Prof. Dr. **Julius Schaxel,** Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie der Universität Jena. (32 S. gr. 8°.) 1921. Mk 5.—

Bei der gegenwärtig in Deutschland, Oesterreich und der Schweiz vorbereiteten Neuordnung des medizinischen Studiums werden besonders für die biologischen Disziplinen der vorklinischen Semester Reformen geplant. In der vorliegenden gutachtlichen Untersuchung wird die Biologenfrage in der Absicht besprochen, daß es vor allem zunächst Sache der Fachleute sein muß, die Materialien zu klären, auf deren Grundlage über diese Neuordnung verhandelt werden soll. Unter diesem Gesichtspunkt äußert sich der Verfasser über die theoretische Möglichkeit der Allgemeinen Biologie und ihre praktische Einfügung in den Lehrbetrieb.

Für Unterrichtsverwaltungen, Hochschullehrer, Aerzte und Studierende wird die Schrift von besonderem Wert sein.

Das Problem der Form als Gegenstand der anatomischen Wissenschaft und die Aufgaben einer Reform des anatomischen Unterrichts. Von Dr. **Wilhelm Lubosch,** Prof. der Anatomie in Würzburg. (48 S. gr. 8°.) 1920. Mk 4.50

Die neuzeitliche Reformbewegung auf dem Gebiete des Unterrichtswesens, die alle pädagogisch interessierten Kreise mehr oder weniger ergriffen hat, hat auch die Forderung nach einer Reformierung des medizinischen Unterrichts an unseren Hochschulen immer mehr in den Vordergrund treten lassen. Der Verfasser vorliegender Schrift folgt in seinen Zielen den allgemeinen Reformbestrebungen, nimmt aber Stellung zu deren Forderung auf Verkürzung des anatomischen Unterrichts. Er will an Stelle des Prinzips der Amputation im Unterricht das Prinzip der Form gesetzt wissen. Diesem nach wie vor gerecht zu werden und deshalb aus der Vorlesung alles, was irgendwie außerhalb der Vorlesung vorgetragen und gelernt werden kann, zu streichen, scheint ihm die dringendste Forderung zu sein.

Die Bedeutung der humanistischen Bildung für die Naturwissenschaften. Vortrag, gehalten in der Ortsgruppe Würzburg der Freunde des humanistischen Gymnasiums. Von Dr. **Wilhelm Lubosch,** Prof. der Anatomie. (V, 25 S. gr. 8°.) 1920. Mk 2.—

Ueber Wesen und Wert der Universität. Rede, gehalten zur Feier der akadem. Preisverteilung am 19. Juni 1920 in der Stadtkirche zu Jena vom Rektor der Universität Dr. **Gottlob Linck,** o. ö. Prof. der Mineralogie u. Geologie. (24 S. gr. 8°.) 1920. Mk 2.50

Die Rede des Rektors zur akademischen Preisverteilung an der Universität Jena trug eine besondere Note. Sie galt dem Erinnern und Besinnen auf Wesen und Wert der Universität und war begründet in den weitgehenden Reformvorschlägen und Angriffen der letzten beiden Jahre. Darin liegt ihre besondere und allgemeine Bedeutung, und in jenem Rahmen stellt diese Rede ein zeitlich interessantes Kulturdokument dar, das Interesse in weitesten Kreisen der mit der Universität Verbundenen finden wird.

Hochschulreform und Soziologie. Kritische Anmerkungen über Beckers „Gedanken zur Hochschulreform" und Belows „Soziologie als Lehrfach". Von **Ferdinand Tönnies.** (Vermehrter Sonderabdruck aus „Weltwirtschaftl. Archiv", Bd. 16.) (36 S. gr. 8°.) 1920. Mk 4.50

Universitätsreform. Ein Programm. Von **Konrad Cosack.** (44 S. gr. 8°.) 1921. Mk 6.50

Das vorliegende Programm des angesehenen Rechtsgelehrten entwickelt eine Reihe von Richtlinien, die bei den augenblicklich im Vordergrund stehenden Reformbestrebungen der Organisation unserer Universitäten außerordentlich bemerkenswert sind.

In der Einleitung zu seinem Programm sagt der Verfasser: „Mir kommt es nicht darauf an, ob meine Reformvorschläge neu, sondern allein darauf an, ob sie gut sind. Mein Programm will auch nicht als unfehlbar gelten. Trotzdem hoffe ich, daß mein Programm bei allen, die es angeht, Beachtung finden und auch die studierende Jugend sich mit ihm befaßt. Es ist im Dienste keiner Partei geschrieben. Das mindert seine Stoßkraft, ist aber die Vorbedingung dafür, daß es ernst genommen werden kann und ernst genommen werden soll.

Diesem Heft liegen 2 Prospekte bei: 1. vom Verlag von **Gebrüder Borntraeger** in **Berlin,** betr. **Paul Mayer, Zoomikrotechnik.** 2. Vom **Alster-Verlag** in **Hamburg 36,** betr. **Steinhardt, Vom wehrhaften Riesen und seinem Reiche.**

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a.d.S.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 38, HEFT 2

MIT 8 ABBILDUNGEN IM TEXT

OCT 25 1921

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Die „Zoologischen Jahrbücher" (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Physiol., Bd. 38, 2)

Seite

Weiss, Otto, Wachstum und Zellgröße bei Cyprinus corpio L. Mit 3 Abbildungen im Text 137

Breest, Anhang zur Arbeit Weiss: Der Wassergehalt des Edelkarpfens und des Bauernkarpfens 169

Franz, Victor, Über Hautlichtsinn, Augen- und Fühlerfunktionen bei Stylommatophoren. Mit 5 Abbildungen im Text 171

Hesse, Richard, Über den Einfluß des Untergrundes auf das Gedeihen des Rehes 203

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Die Tierwelt Schlesiens.

Von

Dr. Ferdinand Pax,

a. o. Professor der Zoologie an der Universität Breslau.

Mit 110 Abbildungen im Text und 9 Karten. (VIII, 342 S. gr. 8°.) 1921.

Mk 48.—, geb. Mk 58.—

Inhalt: Geschichte der faunistischen Erforschung Schlesiens. — Die Tierwelt der Vorzeit. — Alter und Herkunft der rezenten Tierwelt. — Wandlungen der Fauna in historischer Zeit. — Regionale Gliederung der Fauna. — Das Flachland. — Das Hügelland. — Das Bergland. — Zusammenfassung: Vergleich der tiergeogr. Befunde mit den Ergebnissen der Pflanzengeographie. Aufgaben der zukünftigen Forschung. — Literaturverzeichnis. — Orts- und Tiernamenregister.

Das vorliegende Buch ist aus Vorlesungen des Verfassers über die Tierwelt Schlesiens hervorgegangen. Zum ersten Male werden hier die bisherigen Ergebnisse der zoologischen Erforschung Schlesiens einem größeren Leserkreis zugänglich gemacht. Das Buch will keine Fauna sein, sondern liefert auf geschichtlicher, geographischer und geologischer Grundlage eine Schilderung der Tierwelt der Provinz. Gerade Schlesien, an der Grenzscheide zwischen Osten und Westen gelegen, bietet in der Zusammensetzung seiner Fauna ein so vielseitiges Interesse, daß das Buch nicht nur für die Provinz, sondern auch für weitere Kreise Bedeutung erlangt. Nicht nur der Zoologe vom Fach, sondern auch der gebildete Laie wird in ihm reichste Anregung finden.

Von demselben Verfasser erschien früher:

Schlesiens Pflanzenwelt.

Eine pflanzengeographische Schilderung der Provinz.

Mit 63 Abbildungen im Text und 1 lithographischen Tafel.

(VI, 313 S. gr. 8°.) 1915. **Mk 30.—**

Inhalt: Die Geschichte der Florenerforschung. Die Pflanzen der Vorwelt. Alter und Herkunft der gegenwärtigen Pflanzenwelt. Tier und Pflanze. Mensch und Pflanzenwelt. Die regionale Gliederung der Flora. Die schlesische Ebene. Das niedere Bergland. Das höhere Bergland (subalpine und alpine Flora). Register.

Naturw. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft, 1916, Heft 3/4: Ein liebenswürdig geschriebenes, mit vielen hübschen Bildern geschmücktes und selbst mit Poesie durchwirktes, dabei aber rein wissenschaftlich gebliebenes Buch, dem Laien verständlich, doch auch den Fachmann anregend und belehrend; in diesen Vorzügen erinnernd an Cohns botanische Vorträge. . . . Man möchte wünschen, daß solche Monographien auch für andere Teile unseres schönen Vaterlandes erschienen. . . . Wer weiter suchen will, wird durch den Genuß einer Fülle interessanter und wertvoller Details befriedigt sein, das Buch führt in so viele Gebiete, daß es auch die Spezial-Interessen jedes einzelnen da oder dort berührt. v. Tubeuf.

Die Preise sind einschliesslich des jetzigen Teuerungszuschlags des Verlags angegeben.

Nachdruck verboten
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Wachstum und Zellgröße bei Cyprinus carpio L.

Von

Otto Weiss.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt München.)

Mit 3 Abbildungen im Text.

So wichtig augenscheinlich die histologischen Vorgänge beim Wachstum sind, so gering ist die Zahl der Autoren, die durch genaue Zählungen und Messungen von Körperzellen dieselben beschrieben und erläutert haben. Man nimmt allgemein an, daß mit fortschreitendem Körperwachstum auch die einzelne Zelle anwachse und sich dann nach einiger Zeit teile, wieder anwachse und von neuem teile usf. Und doch kennen wir im Tierreich Vertreter, bei denen die Zahl der den Körper zusammensetzenden Zellen im Alter die gleiche ist wie bei einem bestimmten Stadium des Embryos, z. B. bei *Ascaris*. Bei anderen Tieren ist wiederum die Zahl der Zellen, die gewisse „Organe" zusammensetzen, konstant; ich erinnere an die Ommen im Facettenauge und an die Keimdrüsen der Rotatorien.

Diese Merkwürdigkeit ließ den Gedanken gerechtfertigt erscheinen, zu untersuchen, ob das allgemeine Wachstum in der Weise erfolge, daß die einzelne Zelle bis zu einer, bei den verschiedenen Tierarten natürlich verschiedenen bestimmten Größe jeweils anwachse, sich dann teile und dieser Vorgang von neuem einsetze, oder aber ob eine solche bestimmte Größe nicht existiere. Dieses von

den Forschern älterer und jüngster Zeit viel umstrittene Gebiet wurde in der vorliegenden Arbeit nur gestreift.

Meine eigentliche Aufgabe bestand darin, zu untersuchen, welche histologischen Unterschiede schnell- und langsamwüchsige Karpfenrassen in bezug auf Größe und Zahl ihrer Körperzellen an und für sich zeigen, — andrerseits dann, wenn diese Tiere unter verschiedenen Existenzbedingungen gehalten werden und in verschiedenem Alter zur Untersuchung gelangen.

Zur Lösung dieser Frage mögen die folgenden Untersuchungen beitragen. Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich dem Vorstand der „Biologischen Versuchsstation für Fischerei“ in München, Herrn Professor Dr. R. Demoll, welcher mich während meiner ganzen Studien auf diesem Gebiete in liebenswürdigster Weise durch Rat und Tat unterstützte. Es ist mir daher eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer und Ratgeber auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank entgegenzubringen.

Der wissenschaftliche Leiter der „Bayerischen Teichwirtschaftlichen Versuchsstation Wielenbach“ bei Weilheim in Oberbayern, Herr Dr. Wohlgemuth, stellte mir in zuvorkommendster Weise das für meine Versuchszwecke geeingnetste Material zur Verfügung, desgleichen die Herren Professoren Dr. Markus und Dr. Stoss, sowie Herr Assistent Dr. Scheuring alle einschlägige Literatur. Es ist mir ein Bedürfnis, auch diesen Herren meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Bevor ich zu der Beschreibung meiner eigenen Versuche übergehe, möchte ich eine kurze Zusammenstellung über die Ansichten geben, welche die neueren und neuesten Forscher über Wachstumsfähigkeit und Wachstumsgeschwindigkeit im allgemeinen hatten und teilweise noch haben. Danach sind die beiden letzteren abhängig von gewissen Bedingungen, ohne welche ein Wachstum ausgeschlossen ist. So kommt es z. B. bei Mangel an dissimilatorischen Reizen sekundär infolge Materialmangels zu Wachstumshemmungen; bei Anwesenheit von jenen betätigt sich das Wachstum der lebendigen Substanz bei mangelhafter Zufuhr von außen unter Auflösung und Verwendung der paraplasmatischen Körperbestandteile, häufig unter Verringerung der Gesamtmasse. Am häufigsten pflegt Fehlen von Wasser als des unentbehrlichsten Bestandteiles Wachstumsstillstand hervorzurufen. Das Fehlen lebensnotwendiger Metalle führt nicht direkt zum Wachstumsstillstand, sondern zur Erzeugung pathologischer Wachstums-

produkte. Ebenso führt die Einlagerung körperfremder Substanzen allmählich sekundär zum Wachstumsstillstand.

Ein Kontrollfisch[1]), der die erste Zeit mit den übrigen Versuchstieren hungern mußte und dabei ein auffallendes Zurückbleiben resp. Stillstand im Wachstum wie die übrigen Fische zeigte, kam nach einiger Zeit wieder in normale oder vielmehr sehr günstige Lebensbedingungen und hatte am Ende des Versuchs fast die für sein Alter normale Größe erreicht. Zeitweiliger, nicht allzulange dauernder Wachstumsstillstand ist demnach nicht imstande, die Wachstumsfähigkeit herabzusetzen oder gar vollständig und dauernd zu untergraben. Selbstverständlich sind alle chemischen Gifte, Thraumen usw., die die organische Substanz zerstören, ein Fall für sich.

Wie bisher angenommen und durch Untersuchungen zahlenmäßig festgestellt, haben die meisten Tiere ihre Ursprungsform aus 2 Zellen (Eizelle und Samenzelle); aus diesen werden im Laufe ihrer Entwicklung durch fortgesetzte Teilung ganze Zellenkomplexe gebildet, die sich bei den höheren Tieren wieder spezialisieren und je nach ihrer Funktion verschiedene Fähigkeiten erlangen. Ihre Zahl ist immens und variiert fortgesetzt. Fs ist nicht die Regel, daß Arten mit kleinen Eiern auch wenig Körperzellen haben. Jedoch existieren auch Tiere, die im ausgewachsenen Zustand die gleiche Zellenzahl besitzen wie im Larvenstadium. Durch verschiedene Versuche gelang es, auch durch Beeinflussung der Masse der Eizelle Kunstprodukte zu erzeugen. So ließ sich Riesen- und Zwergwuchs bei niederen Tieren durch Variation der Protoplasmamenge vor der Befruchtung der Eizelle experimentell hervorrufen. Durch Loslösung der ersten Furchungszellen aus ihrem Verbande erhielt man Zwergformen mit einer verringerten Zahl von Körperzellen[2]), ebenso durch Verschmelzen von Eimassen Riesenformen mit vergrößerter Zellenzahl.[3]) Die Zellgröße des erwachsenen Tieres war in diesem Falle annähernd konstant, und nur die Zellenzahl variiert. Dagegen gelang es, unter dem Einfluß von Kälte die Zellgröße zu variieren, und zwar bildeten sich größere Zellen in kälterer Umgebung als in wärmerer, zugleich ging auch das Gesamtwachstum bedeutend langsamer vor sich. Bei den Säugetieren haben Fledermäuse und Mäuse die kleinsten Eizellen, die großen

1) Der Versuch wurde von Herrn Prof. Dr. Demoll selbst ausgeführt.
2) Boveri, Th., Zellenstudien, 6, Jena 1907.
3) Boveri, Th., ibid.

Huftiere große Eizellen; aber weder aus der Größe der Eizellen noch aus der der Samenzellen kann man — wie schon oben erwähnt — bei Vergleich nicht ganz nahe verwandter Arten die Endgröße der Tiere voraussagen. Eine weitere Eigentümlichkeit beruht in der Tatsache, daß bei der weitaus größeren Zahl der Organismen den Weibchen eine mehr oder minder größere Körpermasse eigen ist als den Männchen, so auch bei der Mehrzahl der Fische. Allerdings bezieht sich dieser Unterschied vor allem auf das geschlechtsreife Alter. Dadurch, daß ich meine Untersuchung mit nur 4 bis 8 Wochen alten Karpfen (*Cyprinus carpio*) vornahm, wurde ich ganz von selbst dieser Rücksichtnahme enthoben.

Nach Rohleder geht aus der größeren Zahl der Spermatozoen gegenüber der Zahl der Eizellen hervor, daß die Geschwindigkeit der Zellteilung bei den männlichen Individuen größer ist als bei den weiblichen. Rohleder schließt daraus, daß bei größeren, gleich alten Individuen bei den männlichen Tieren eine größere Zahl von Zellen zu finden sei als bei den weiblichen (vgl. auch die Zahl der Blutscheiben: z. B. finden sich im Kubikmillimeter Menschenblut bei Männern 5, bei Frauen $4^1/_2$ Millionen Blutkörperchen). 8 Wochen alte, von mir daraufhin untersuchte Edelkarpfen zeigten keine ausschlaggebenden Unterschiede in dieser Hinsicht. Bald fanden sich beim männlichen, bald beim weiblichen Tier mehr Muskelfasern und infolgedessen Zellen. Die Geschlechtsreife war bei diesem Alter natürlich noch nicht eingetreten und somit die Hauptbedingung für derartige Differenzen nicht gegeben. Eine allgemeingültige Regel konnte ich jedenfalls nicht ableiten, und infolgedessen blieben diese Zählungen bei den nachfolgenden Untersuchungen unberücksichtigt.

Rohleder geht in seinen Hypothesen weiter und meint, auf diese Tatsachen hin hätten wir begründete Vermutung, daß die Sonderform des männlichen Wachstums auf einer Beschleunigung der Zellteilungsprozesse beruhe. Unter anderm fuße der Bart des Mannes auf einer lokalen Beschleunigung der Zellteilung und einer Vergrößerung der Wachstumsgeschwindigkeit.

Da Rohleder sagt: „Mit der Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit geht häufig — (!) — eine Verkleinerung der Zellenmasse Hand in Hand“ — und dabei nicht eine Unterernährung zur Erklärung dieses Vorganges annimmt, scheint er zu vermuten, daß diese Zellenverkleinerung zwar hin und wieder auftreten kann, keineswegs aber stets vorhanden sein muß.

Die Physiologie spricht als Ursachen für das Wachstum des

Gewebes die Einwirkung eines einfachen Reizes an. Ein Gewebe, das dissimilatorischen Reizen ausgesetzt ist, kann schneller wachsen als ein ruhendes Gewebe.

Naturgemäß empfängt auch ein schneller wachsender Körperteil mehr Blut als ein langsam wachsender.

Sehr interessant sind auch die Wachstumsregeln Friedenthal's, die er aus seinen Vergleichen der Rohgewichtszunahme gleich alter Säugetiere folgerte. Sie lassen die prozentige Zunahmegeschwindigkeit als eine Funktion des absoluten Lebensalters, gerechnet von der Befruchtung der Eizelle an, erscheinen, und zwar nimmt sie ebenso wie der sogenannte Wachstumsquotient im Laufe der Alterszunahme ab. Für die Zunahmegeschwindigkeit kommt in erster Linie die zu erreichende Endgröße des Individuums in Betracht. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist nach Friedenthal's Berechnungen annähernd proportional der Masse der lebendigen Substanz im Rohgewicht.

Daß die Wachstumsgeschwindigkeit fernerhin in der Hauptsache von den inneren Dispositionen des Einzelindividuums abhängt, ist eine Tatsache, die uns unsere gesamte Mitwelt auf Schritt und Tritt beweist. Selbst Versuche, bei welchen Tiere von ganz gleichem Gewicht unter möglichst gleichen Bedingungen gehalten wurden, ergaben immer wieder, daß jedes Individuum eine seiner Wachstumsprädisposition proportionale Größen- und Gewichtszunahme erfährt, Den mehr oder minder hohen Grad dieser Zunahme allerdings werden wir z. T. von den äußeren Bedingungen abhängig erklären können, die wieder verschieden stark auf die inneren Dispositionen wirken. Und dies trifft nicht nur für im System weit auseinanderstehende Tiere zu, sondern auch für solche, die ganz nahe Verwandtschaft zeigen. So verschiedene Wachstumsquotienten beispielsweise nach Rohleder die verschieden schnell wachsenden Hühnerrassen haben, ebensolche Unterschiede werden wir auch bei schnellwüchsigen und langsamwüchsigen Arten bei gleicher Körperoberfläche voraussetzen dürfen. In der Literatur findet sich vereinzelt die Behauptung, daß alle rasch wachsenden Fische die Nahrung in intensiverem Maße als Körpersubstanz ansetzten. Jedoch müßten genaue Versuche die Wahrheit dieses Satzes erst noch bestätigen.

Flourens hat darauf aufmerksam gemacht, daß, je länger die Wachstumsperiode dauert, desto länger die Gesamtlebensdauer der Tiere sei. Er meinte, daß die Gesamtlebensdauer auf etwa das Fünffache der Wachstumsperiode geschätzt werden dürfe. Nach Haempel dauert

das individuelle Wachstum der Fische im Gegensatz zu dem der höheren Vertebraten wahrscheinlich bis zu ihrem Lebensende fort, und zwar vollzieht es sich in den ersten Lebensjahren am intensivsten, während mit zunehmendem Alter das Tempo ein langsameres wird und an Stelle des Längen- mehr ein Dickenwachstum tritt. Ferner ist bei den meisten Teleosteern ein jahreszeitliche Schwankung im Wachstum festgestellt, die an gewissen Organen (Schuppen, Otolithen und gewissen Kopfknochen) einen bestimmten periodischen Zuwachs erkennen läßt, der zur Bestimmung des Alters der Träger benutzt wird. Ich verweise hier auf die Arbeiten von Hofbauer über Karpfen und von Heincke und seinen Schülern über Schollen.

Wenn wir uns nun fragen, wodurch eigentlich die Größenzunahme eines Tieres hervorgerufen wird, so lautet die Antwort darauf zunächst: entweder durch Vermehrung der Zellen oder durch Vergrößerung derselben ohne bzw. mit geringer Vermehrung. Für beide Arten lassen sich Beispiele anführen, und beide Faktoren wurden schon als allein wirksam in Anspruch genommen.

Nach Amelung, Strassburger, Rabl, Driesch, Conklin, Morgan und Levi wird die Größe eines Organismus oder eines Organs durch die Zellenzahl und nicht durch die Zellgröße beeinflußt. Nach ihnen ist die Zellgröße innerhalb einer gegebenen Tierspecies konstant. Diese Annahme wird bestätigt durch die Messungen von Boveri [1]) an den Epithelzellen der Zungenschleimhaut von Riesen, Zwergen und normalen Menschen. Die Zellgröße wieder wird nach Boveri durch den Chromatingehalt der Zelle beeinflußt, und zwar ist die Zellgröße der Chromosomenzahl direkt proportional.

Dem gegenüber ist nach Popoff und Chambers die Zellgröße für eine bestimmte Tierspecies nicht konstant und kann abhängig von der Größe der Ausgangszelle variieren. Die nämliche Ansicht wird auch von Baum, Gerlach und Illing vertreten, die an Leberzellen nachgewiesen haben, daß das Alter des Tieres Schwankungen in der Zellgröße hervorrufen kann, und fernerhin von Cohnstein und Zuntz, die ihre Versuche mit Blutkörperchen ausgeführt haben.

Die eingehenden Versuche von Berezowski hatten ungefähr folgende Ergebnisse: bei Zunahme des Alters ist eine Zunahme der Gesamtgröße der Versuchstiere zu bemerken. Als sehr auffallend bezeichnet er die allmähliche Zunahme der durchschnitt-

1) s. Literaturverzeichnis.

lichen Länge der Zellen mit Verringerung der Zellbreite; ebenso verlängere sich der große Durchmesser des Kerns mit zunehmendem Alter. Daraus ergibt sich eine Größenzunahme sowohl der Zelle als auch des Kerns mit der Größenzunahme des wachsenden Organismus, im Vergleich zu welcher der durchschnittlich etwas kleiner werdende kleine Durchmesser nur eine ganz verschwindende Verminderung bedeutet, also nicht in Betracht kommt. Die Größe der Zelle scheint nach Berezowski in einem näheren Verhältnis zu der Gesamtgröße des wachsenden Organismus zu stehen als die Kerngröße. Die Worte, mit welchen Berezowski seine Untersuchungen über die Zellgröße schließt, sagen deutlich, daß er im Gegensatz zu oben genannten Forschern eine Größenzunahme nicht allein durch Zellvermehrung annimmt. „Das Wachstum des Organismus wird also nicht durch die Vermehrung der Zellen, sondern auch durch die Zunahme der Zellgröße bedingt. Ich möchte in dieser Tatsache einen Beweis sehen gegen die Meinung, wonach die Zellgröße bei jeder Tiergattung konstant sein soll."[1]) Morpurgo fand, daß der Hunger viel bedeutender die Zellgröße und zwar im Sinne einer Abnahme als die Kerngröße beeinflußt.

Eine andere Streitfrage bildet die Zellteilung bzw. der Grund, weshalb sie erfolgt. Während eine Anzahl Autoren dieselbe einfach als Folge des Kernwachstums allein erklären will, zieht Popoff in seinen „Experimentellen Zellenstudien" außer dieser Erklärungsmöglichkeit die von R. Hertwig aufgestellte Theorie der Kernplasmarelation heran und nennt im Hinblick darauf die Zellteilung den „Ausdruck der wechselseitigen Beziehungen zwischen Kern und Plasma".

Neuerdings hat v. d. Malsburg eingehendere Versuche an landwirtschaftlichen Nutztieren über die Zellgröße gemacht. Er bezeichnet in der hierüber erschienenen Publikation die Zellgröße als den Grundfaktor aller Formen und Leistungen (l. c., Kronacher, Züchtungsbiologie, Berlin 1912, p. 250 ff.). Nach ihm ist „die gegebene Größe einer Zelle als Inbegriff und sinnlich wahrnehmlicher Ausdruck der wechselseitigen Lebenseigenschaften- und Fähigkeiten aufzufassen, als der wahrnehmbare Ausdruck der in ihr verkörperten Möglichkeiten, ihrer besonderen Eigenart". — „Eine mit entsprechend ausgezeichnet lebenskräftigem" Plasma ausgestattete Zelle kann ohne Einbuße an Lebenskraft nur in einer verhältnismäßig geringen

1) s. Literaturverzeichnis.

Größe bestehen. v. d. Malsburg gibt zur Erklärung dieser Annahme an, „eine Zelle von bedeutender Lebenskraft, deren Stoffumsetzung sehr kräftig sein muß, findet nur dann die günstigsten Lebensbedingungen zu letzterer, wenn sie verhältnismäßig klein, also ihrer Ausdehnung nach sehr fein ist und eine spezifische Oberfläche von genügender Ausdehnung besitzt". Und als Beweis hierfür zitiert Kronacher den Vorgang der Zellteilung, „der einen auf die Zelle ausgeübten Zwang, sich den für ihr Dasein immer ungünstiger gestaltenden Bedingungen (zufolge ihres nassen Wachstums, das eine Vergrößerung des Zellvolumens und eine gleichzeitige Verminderung der spezifischen Oberfläche herbeiführt,) zu entziehen darstellt. Die an Ausdehnung kleine, feine Zelle stellt somit den für den Lebensvorgang günstigsten Fall einer Zellexistenz dar."

v. d. Malsburg führt dementsprechend auch die im Vergleich zu der des Bullen größere Leistungsfähigkeit des Ochsen (z. B. im Zug) auf die feinere Struktur der Zellelemente des letzteren im Gegensatz zu der gröberen des Bullen zurück. Jedenfalls existieren nach ihm „grobe" und „feine" Zellen, wobei die ersteren in ihrem gallertartig-kolloidalen Zellplasma viel „Quellungswasser" besitzen, und dadurch soll „die gegenseitige Verbindung seiner Moleküle durch Umgebung derselben mit einer dicken Wasserschicht unter sich und auch von außen her erschwert und eine derartige Zelle in ihren Lebensäußerungen gehemmt" werden (Verringerung des Stoffwechsels und der Bildung und Ausscheidung seiner Zerfallsprodukte). Die „feinen" Zellen dagegen besitzen ein mehr konzentriertes Plasma und demzufolge „aktiveren Stoffumsatz", kurz gesagt: mehr Leistungsfähigkeit, nachdem beim aktiven Stoffumzatz mehr lebendige Kraft (kinetische Energie) frei wird. „Eine grobe, stark gewässerte Zelle besitzt infolgedessen eine herabgestimmte Lebenskraft, denn je mehr sie an Masse gewonnen hat, desto mehr verliert ihre Lebenstätigkeit an Spannkraft."

v. d. Malsburg nimmt ferner noch eine dritte Art von Zellen an, die „zarten", welche durch die Jugend-, die senilen, Zwerg- und Degenerationsformen charakterisiert würden. Diese Zellen seien „bereits vom Zeitpunkt ihrer Entstehung an bezüglich ihrer chemischen Lebensäußerungen mangelhaft eingerichtet" und könnten „nur mit einer sehr schwachen Spannkraft ihre Lebensfunktionen verrichten", und dies „wieder nur unter den günstigsten Lebensbedingungen". Sie müßten also in ihrer räumlichen Ausdehnung sehr eingeschränkt sein, noch mehr als die „feinen" Zellen und zwar

„ein kleines, zartes, histologisches Gebilde darstellen und eine gewisse ihnen innewohnende Schwäche werde zu ihrer spezifischen Eigenart.“ Diesen verschiedenartigen Zellen entsprechen nach ihm und W. Bowman feinzellige, grobzellige und zartzellige Organismen, deren Eigenart eben durch die ihnen eigentümlichen Zellarten bedingt werde, und Bowman stellte sogar für die Größe der Zellen innerhalb der 5 Wirbeltierklassen folgende Skala auf: Fische 122 μ^2, Amphibien 68 μ^2, Reptilien 54 μ^2, Säugetiere 44 μ^2, Vögel 30 μ^2.

Bei weiteren Versuchen fand v. d. Malsburg dann auch, daß üppige und wasserreiche Nahrung, bedeutende Luftfeuchtigkeit und erhöhter Salzgenuß eine entschiedene Grobzelligkeit hervorrufen, verbunden mit einer Depression der organischen Lebenskraft (z. B. Abnahme der Fruchtbarkeit). Bei arbeitenden Tieren bedinge die Verarmung des Muskelgewebes an Wasser eine feinere Zellenstruktur und umgekehrt. Auch würden nach Versuchen, die er an Kaninchen ausführte, diese Tiere infolge Arbeitsleistung flinker und größer im Wuchs, allerdings aber auch schmächtiger als Nichtarbeitende. Und ferner stünden grobzellige Individuen dann im Wachstum zurück, wenn sie auch infolge der gröberen Zellen unter Umständen größeres Gewicht und bedeutendere Körperfülle zeigten als die schnellwüchsigen, relativ feinzelligen Tiere.

Bevor ich zur Beschreibung meiner eigenen Hauptversuche komme, muß ich zunächst die Vorversuche erläutern.

Wichtige histologisch-anatomische oder biologische Eigenschaften des Materials werden jeweils an den betreffenden Stellen kurz erwähnt. Die nötigen Literaturangaben sind aus dem Verzeichnis am Schluß dieser Arbeit zu ersehen. Durch Herrn Prof. Dr. Demoll wurde mir Gelegenheit geboten, in der Bayerischen Teichwirtschaftlichen Versuchsstation Wielenbach bei Weilheim in Obb. (dem „Hofer-Institut“), meine Versuche durchzuführen. Der stellvertretende Leiter dieser Anstalt, Herr Dr. Wohlgemuth, überließ mir die nötigen Apparate und Instrumente und besorgte mir überdies das Material. So stammen sämtliche zu meinen Untersuchungen verwendeten Edelkarpfen aus der Wielenbacher Hochzucht des Schwarzenfelder Stammes. Ich sammelte dieses Material im Laufe der Jahre 1918 und 1919. Die Bauernkarpfen bezog ich ebenfalls durch die freundliche Vermittlung von Herrn Dr. Wohlgemuth aus dem Risser See. Auf diese Weise hatte ich vollständig gleich alte Karpfenbrut einer minderwertigen und einer vorzüglichen Rasse, mit welchen ich die

Versuche anstellte. In welcher Weise ich dieselben ausführte (die Bedingungen etc.), ist aus der Tabelle II ersichtlich.

Die eigentlichen Vorversuche hatten den Zweck: erstens die für die späteren Zählungen und Messungen der Körperzellen geeignetsten Organe ausfindig zu machen, zweitens die für meine Absichten günstigste Präparationsmethode zu erproben. Die größte Schwierigkeit bestand zweifelsohne im Auffinden des zur Untersuchung besonders geeigneten Organs bzw. Gewebes. Zu diesen Versuchen benutzte ich Weißfische, Stichlinge, Gold- und Silberorfen und vor allem auch Edelkarpfen. Nachdem von einigen Forschern [1]) zu ähnlichen Untersuchungen bereits Leberzellen und Blutscheiben verwendet worden waren, hoffte ich ein anderes Organ zu finden, das besseres und vor allem für meine Zwecke geeigneteres Zellenmaterial liefern würde. Ich brauchte ein Gewebe, das bei allen Versuchstieren die Möglichkeit bot, mit Sicherheit jeweils denselben Zellenkomplex zur Zählung auffinden und die Resultate miteinander vergleichen zu können.

Das gesamte Material, welches für die Untersuchungen in Betracht kam, wurde 24 Stunden lang in einer Formol-Sublimat-Eisessig-Mischung (konz. wässrig. Subl. 1: Formol 8%ig 1, dazu 1% Eisessig) bzw. in Carnoy'schem Gemisch fixiert, in 70%igem Alkohol + Iodiodkali ausgewaschen und in 70%igem Alkohol aufbewahrt. Entkalkt wurde mittels Salpetersäure. Chloroform kam als Zwischenmedium in Anwendung, und die Einbettung erfolgte in einer Mischung von schwer und leicht schmelzbarem Paraffin mit einem Zusatz von Ceresin (Schmelzpunkt bei 58° C). Die 12—15 μ dicken Serienschnitte wurden meist mit Hämalaun nach Delafield gefärbt, jedoch auch mit Eisenhämatoxylin nach Hansen und Hämalaun nach Mayer.

Die umfangreichen Voruntersuchungen erstreckten sich auf fast alle Organe und Gewebsarten der Fische. Jedoch erwiesen sich nur die Muskulatur und die Nieren als brauchbar. Die letzteren lieferten jedoch auch nicht die Möglichkeit, bei verschiedenen Tieren genau korrespondierende Stellen im Schnitt zu fixieren, und ich blieb nun bei dem Muskelgewebe als dem einzigen, welches beinahe allen Anforderungen gerecht wurde. Zudem ist die Stammesmuskulatur auch das einzige Gewebe, von dessen Eigenwachstum das des ganzen Tier-

1) Die Versuche mit Leberzellen von Baum, Gerlach und Illing, mit Blutkörperchen von Cohnstein und Zuntz.

körpers sichtlich abhängt und welches daher. in nicht zu geringem Umfange zu den Untersuchungen herangezogen, die weitaus zuverlässigsten Resultate erwarten ließ. Fig. A zeigt die genaue Lage des für die Untersuchungen verwandten Rückenmuskelvolumens. Es wurden die zu beiden Seiten der Dornfortsätze liegenden Partien des dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskels herausgeschnitten und zwar vom 8. Wirbel bis zum 11. oder 12. inklusiv. Die ersten Schnitte liefen, jeweils beginnend am vorderen Rande des harten, gezähnelten Strahls der Rückenflosse, senkrecht zur Chorda in der Transversalebene des Fisches, also senkrecht zur Sagittal- und Horizontalebene.

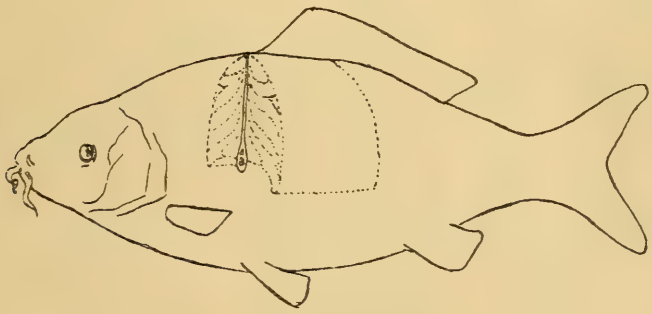


Fig. A.

Schema eines Karpfens mit Skizzierung der Rückenmuskelpartie, welche abpräpariert und zu den Schnitten verwendet wurde.

Jener Schnitt, der die erste Zwischenwirbelscheibe, — welche den 8. und 9. Rückenwirbel miteinander verband —, in der Mitte traf wurde, als erster für die Zählungen verwendet und von ihm ab in caudaler Richtung alle weiteren Schnitte bis zur Mitte der nächsten Zwischenwirbelscheibe durchgezählt. Wie bekannt, sind die Muskelzüge bei den Fischen in ihrem Verlaufe anders angeordnet als bei anderen Vertretern des Tierreichs. Im allgemeinen beruht die Komplikation darauf, daß jede dorsale und ventrale Septenhälfte in ihrem etwas kopfwärts gerichteten Verlauf eine oder auch zwei nach hinten gerichtete, kegelförmige Ausbuchtungen bildet, die zum Teil auch im Septenverlauf auf der Muskeloberfläche hervortreten. Trotz dieser Eigentümlichkeit wird ein Schnitt, der, wie die meinigen, in der Transversalebene liegt, die Primitivmuskelfasern rein auf dem Querschnitt treffen. Wie schon oben bemerkt, mußte für die kommenden Untersuchungen, die in einem Zählen und Messen von Muskelfaserquerschnitten bestanden, ein nicht zu eng begrenzter Gewebskomplex ausgewählt werden. Da sich jedoch andrerseits die Zählung des

gesamten Rückenmuskelquerschnitts als zu zeitraubend und auch gar nicht nötig erwies, nahm ich einen Ausschnitt desselben an, wie er in Fig. B dargestellt ist. Man sieht durch den oberen Rand des Wirbelkörpers eine Senkrechte zur Achse der Processus spinosi gelegt, die dorsal dieser Linie gelegenen Muskelfasern gezählt. Nachdem durch Vergleich der beiden Seiten festgestellt war, daß keine nennenswerten Unterschiede in den Zahlen der

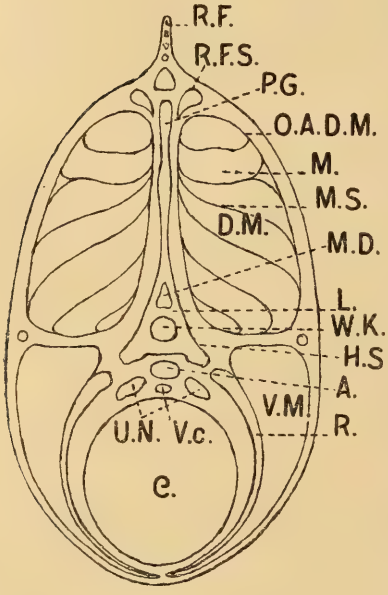


Fig. B. Schematischer Querschnitt durch einen Karpfen, welcher den Rückenmuskelabschnitt zeigt, der bei den Zählungen und Messungen verwendet wurde (Linie *L* und Proc. spinos. umgeben den Ausschnitt).

A Aorta
C Cölom
D. M dorsale Muskulatur
H. S Horizontalseptum
L Linie, welche mit dem Proc. spinos. den zur Untersuchung benutzten Ausschnitt der Dorsalmuskulatur abgrenzt
M Myomeren
M. D Medullarrohr
M. S Myosepten
O. A. D. M oberer Abschnitt der dorsalen Rückenmuskulatur
H. S Processus spinosus
R Rippen
R. F Rückenflosse
R. F. S Muskeln zu den Rückenflossenstrahlen
U. N Urniere
V. c Vena caudalis
V. M ventrale Muskulatur
W. K Wirbelkanal

linken und rechten Seite bestanden, begnügte ich mich mit der Durchzählung nur einer Seite. Gewöhnlich wurde die rechte Seite zur Bestimmung benutzt und nur in den Fällen, in welchen sie durch Zerreißungen und Zerrungen deformiert war, die linke herangezogen. Kleinere Ausschnitte zu nehmen, erwies sich als ungenau, da in dem Gewebe Spannungsverhältnisse vorlagen, die die Muskelanordnung verschoben hatten.

Die Überlegung, daß die Muskelfasern in der Höhe der beiden Wirbelenden inserieren, ließ mich hoffen, daß es gelingen würde aus den aufeinanderfolgenden Schnitten gemäß den gefundenen Zahlen ihrer Muskelfasern eine Kurve zu konstruieren. Diese sollte ausdrücken, daß über der Mitte des Wirbels die wenigsten Muskelfasern pro Querschnitt zu treffen seien. Wenn dies der Fall gewesen wäre, dann hätte es genügt, um vergleichbare Zahlen zu erhalten, nur den einen oder anderen sicher der Lage nach bestimm-

baren Schnitt durchzuzählen. Dies wäre eine große Vereinfachung der Zählarbeit gewesen. Es zeigte sich jedoch, daß die Unterschiede in der Anzahl der Muskelfasern zwischen Wirbelanfang und Wirbelmitte zu gering sind (zum Teil sogar innerhalb der Fehlergrenze liegen), um eine derartige Kurve aufstellen zu können. Die geringen Schwankungen, die in der Muskelfaserzahl auftraten, führe ich auf einige Unregelmäßigkeiten physiologischer Art zurück, welche durch den Verlauf der Myosepten entstehen. Diese letzteren haben nämlich bei verschiedenen Individuen verschiedene, manchmal ziemlich bedeutende Breite, wodurch der Raum für die Muskelfasern verkleinert wird. So mußten also sämtliche Zählungen nach der oben beschriebenen Art und Weise ausgeführt werden.

In Tabelle II sind sämtliche Versuche angeführt, die zur Ausführung kamen. Überall wurden 4 Wochen vorgestreckte Edelkarpfen verwendet. Ältere Bauernkarpfen aus dem Risser See wurden in Wielenbach in einen Teich gesetzt; man ließ sie dort schlagen und pflegte die junge Brut 3 Monate lang im gleichen Teiche. Herr Dr. Wohlgemuth fixierte sie darauf in Carnoy'scher Mischung und 4%igem Formalin. Die Versuche selbst kamen in Wielenbach zur Ausführung, mit Ausnahme eines einzigen, welcher der Erzielung einer Hungerform diente; dieser wurde in der Biologischen Versuchsanstalt für Fischerei in München angestellt und zwar in folgender Weise: 7 Edelkarpfen kamen in einen ziemlich großen Behälter mit ca. 10 l Inhalt (Leitungswasser) unter völlig normalen Bedingungen (s. Tabelle II). Nur mußten sie während der 4 Wochen Versuchsdauer des öfteren tagelang hungern. Um sie überhaupt am Leben zu erhalten, erhielten sie nur das allernotwendigste Futter in Form von Plancton. Einer dieser Fische, der 10 Tage mitgehungert hatte, kam dann in äußerst gute Lebensbedingungen und erhielt soviel Plancton, daß er am 28. Versuchstage an Überfütterung einging. An diesem Tage wurde auch der andere Versuch mit den 6 übrigen Hungerkarpfen unterbrochen. Als Ergebnis zeigte der vorher genannte Kontrollfisch bei seinem Tode eine Körperlänge, die derjenigen eines 8 Wochen alten, gut gehaltenen Edelkarpfens normaler Größe nur um einige wenige Millimeter nachstand, während er, solange er mit den übrigen 6 Versuchskarpfen beisammen war, genau wie diese Tiere bedeutend im Wachstum zurückgeblieben war. Die anderen 6 Fische wuchsen während der weiteren Versuchsdauer zum Teil gar nicht (2 Stück) und hatten am Ende derselben die Anfangsgröße von 16 mm bei-

behalten; die übrigen 4 Stück nahmen nur um 2—3 mm an Körperlänge zu.

Alle weiteren Versuche standen unter der steten Obhut von Herrn Prof. Dr. Wohlgemuth in Wielenbach. Es sei bemerkt, daß sämtliche Versuchstiere aus ein und derselben Brut stammten und bei Beginn des Experiments gleiche Körperlänge und gleiches Körpervolumen hatten. Zum Zwecke einer späteren Vergleiches wurden auch einige dieser Ausgangsfische in Carnoy und Formol fixiert. Der erste Versuch sollte zum Ausdruck bringen, ob und in welcher Weise das Wasser, in dem die Fische gehalten wurden, schädigend wirkt, wenn es während der kurzen Versuchszeit nicht gewechselt wird und somit allerlei Gifte enthält in Form von Nahrungsüberresten, Excreten und Excrementen. Da die Wachstumsfähigkeit der Tiere gerade im Alter von 4—8 Wochen eine sehr große ist, konnte man mit einiger Sicherheit hoffen, daß bereits in dieser kurzen Zeit des Versuchs eine an den Muskelfasern nachweisbare Veränderung eintrete. Die sonstigen Ernährungsbedingungen waren gut, und der Versuch kam in der Weise zur Durchführung, daß in zwei Behältern von gleicher Größe und einer für die 58 bzw. 49 Tiere relativ großen Wassermenge von 28 l zwei Serien ganz gleicher Fische untergebracht wurden. Die Bedingungen waren für beide Behälter genau dieselben, nur wurde bei den einen das Wasser während der vierwöchentlichen Versuchsdauer öfters gewechselt, bei den andern jedoch überhaupt nicht. Die Tiere hatten bei Beginn der Versuchs sämtlich eine Körperlänge (von der Maulspitze bis zum Schwanzflossenansatz gerechnet) von 16 mm und zeigten am Schlusse desselben nach Tab. X eine durchschnittliche Länge von 30 mm bei nicht gewechseltem, von 33 mm bei gewechseltem Wasser. Da die Versuchsreihen mit 58 bzw. 49 Tieren unternommen wurden, darf der erhaltene Größenunterschied von 3 mm nicht auf einen Zufall zurückgeführt werden, um so weniger, als keinerlei noch so geringe Mängel oder Verschiedenheiten der Bedingungen und Erhaltung der Tiere zu entdecken waren und der Unterschied von 3 mm bei einem Größenzuwachs von 17 mm ungefähr ein Zurückbleiben um 18% bedeutete.

Ein weiterer Versuch hatte den Zweck, festzustellen, inwieweit die Körpergröße durch verschiedene Umgebung und Lebensbedingungen beeinflußt wird. Zu diesem Zwecke dienten als Vergleichsfische:

1. das zu allen Versuchen verwendete Ausgangsmaterial, die 4 Wochen vorgestreckten Edelkarpfen;

2. die aus obigem Versuch gewonnenen je 8 Wochen alten Fische beider Reihen,

3. die aus dem Risser See stammenden Bauernkarpfen im Alter von 3 Monaten,

4. die von Herrn Prof. Demoll gezüchtete achtwöchige Hungerform,

5. 8 Wochen alte Edelkarpfen erstklassigster Reinzucht, die 4 Wochen vorgestreckt von gleicher Länge wie das übrige Ausgangsmaterial, zum Zwecke dieses Versuches für eine Dauer von 4 Wochen in einem Wielenbacher Weiher unter den günstigsten natürlichen Bedingungen gehalten wurden.

Die 4 Wochen alten Ausgangskarpfen konnten natürlich nur zum histologischen Vergleich herangezogen werden; sämtliche andern jedoch hatten das nämliche Alter und ihren Existenzbedingungen zufolge am Schluß des Versuchs eine Größe erreicht, die aus Tabelle I ersichtlich ist.

Tabelle I.

	Fischrasse und Versuchsbedingungen	Ausgangsgröße in mm	Größe am Schlusse des Versuchs in mm
1.	Edelkarpfen, vorgestreckt, Behälter, Zimmertemperatur von 15°, gute Fütterung, kein Wasserwechsel	16	30
2.	Edelkarpfen wie unter a, jedoch Wasserwechsel	16	33
3.	Bauernkarpfen (Eltern stammen aus dem Risser See	im Alter von 3 Monaten fixiert	43
4.	Edelkarpfen, vorgestreckt, Weiher, natürliche und künstliche reichliche Nahrung	16	53½
5.	Edelkarpfen, vorgestreckt, Behälter, Zimmertemperatur 22—26°, kein Wasserwechsel, Hungerration	16	1 Tier fast [1]) normal groß 2 Tiere 16 4 Tiere 18

Sämtliche Tiere zeigten schon makroskopisch eine bedeutende Differenz im Wachstum, und vor allem war der Unterschied zwischen

1) Wurde, wie im Text vermerkt, nachträglich wieder gut gefüttert, erreichte die für sein Alter normale Größe und ging am 28. Versuchstage an Überfütterung ein.

den unter völlig natürlichen Verhältnissen im Weiher gehaltenen Tieren und den unter künstlichen Bedingungen aufgezogenen trotz des Wasserwechsels ein bedeutender. Man konnte bei der Betrachtung dieses Größenunterschiedes auf die Vermutung kommen, daß die in den Behältern gehaltenen Fische doch nicht so viel Nahrung zur Verfügung hatten wie die in den natürlichen Teichen. Da dies nach der Versicherung von Herrn Dr. Wohlgemuth nicht der Fall sein konnte, so blieb nur übrig, entweder mit Semper anzunehmen, daß kleine Raumverhältnisse kleine Wachstumsgrößen bedingen, oder aber, daß in den Behältern den Fischen die nötige Abwechslung im Futter fehlte und sie gegenüber den im Weiher gehaltenen keine so große Freßlust zeigten.

Wenden wir uns nun den histologischen Untersuchungen zu, um an der Hand von Zahlen, welche durch die verschiedenen Zählungen und Messungen der Muskelfasern bei den einzelnen Vertretern obiger Versuche gewonnen wurden, die durch die verschiedenen Wachstumsvorgänge veranlaßten Veränderungen im Muskelgewebe der Tiere zu betrachten. Von den folgenden Zusammenstellungen zeigt Tabelle IV die für die Anzahl und Größenmessungen der Muskelfasern gefundenen Werte des zu den Versuchen benutzten Ausgangsmaterials an Edelkarpfen, Tabelle V die Werte jener Edelkarpfen, aus dem Behälter mit ungewechseltem Wasser, Tabelle VI die Werte für die mit gewechseltem Wasser, Tabelle VII jene der Bauernkarpfen, Tabelle VIII die der Hungerkarpfen und Tabelle IX die Werte der im Weiher gehaltenen Edelkarpfen. Die Zählungen der Muskelfasern wurden meist nur an den mit Carnoy'schem Gemisch fixierten Schnitten ausgeführt, bei einigen allerdings auch bei den Formol-Präparaten, die Muskelfasermessungen jedoch stets nur an ersteren.

Die angegebenen Zahlen über Muskelfaserzellen beziehen sich auf je 2—3 verschiedene Individuen aus einem Versuch, bei welchem in dem oben angegebenen dorsalen Abschnitt halbseitig die Muskelfaserquerschnitte durchgezählt wurden. Es dürften bei einer Serie von 44 Schnitten je 16 Schnitte im Durchschnitt genügen, die vollständig durchgezählt das Durchschnittsergebnis für je 1 Individuum lieferten; desgleichen wurde der Durchschnitt von je 2 oder 3 zu den speziellen Versuchen gehörigen Individuen als Durchschnittswert für die ganze Gruppe angenommen. Jede der aufgeführten Zahlen stammt also aus den genauen Zählungen von durchschnittlich 40 Schnitten.

Bei den Messungen wurde ähnlich verfahren. Es wurden jeweils die gleichen Schnitte, deren Muskelfasern gezählt worden waren, auch gemessen und zwar von jedem Schnitt eine Muskelfaser aus dem direkt unter der Rückenlinie gelegenen Myomer, eine Muskelfaser aus der Mittelzone des Abschnitts, eine aus der dicht unter der Haut gelegenen lateralen Partie und eine vierte aus jenem Faserkomplex, der sich in nächster Nähe der Chorda dorsalis befand. Da bei allen Fischen ungefähr relativ gleichstarke Größenunterschiede unter den Muskelfasern der verschiedenen Myomeren bestanden, war es nötig, aus möglichst verschiedenen Myomeren Meßzahlen zu erhalten. Die Messungen des Längen- und Breitendurchmessers wurden nur bei Muskelfasern vorgenommen, die einen möglichst rechteckigen Querschnitt zeigten.

Während nun bei den Zählungen jede auch noch so kleine Muskelfaser mit einbezogen wurde, kamen bei den Messungen nur die jeweils größten Muskelfaserquerschnitte der betreffenden genannten Regionen in Betracht und außerdem selbstverständlich nur Schnitte, die die Faser genau senkrecht zur Längsrichtung trafen.

Wenn wir nun die in den Tabellen IV bis IX aufgeführten Werte näher ins Auge fassen, so entnehmen wir vor allem daraus, daß größere und ältere Fische eine teilweise bedeutend größere Anzahl von Muskelfaserquerschnitten aufwiesen als kleinere und jüngere.

Der erste Forscher, welcher den Versuch gemacht hat, die Muskelfasern zu zählen, war Budge. Er zerlegte (1858) Froschmuskeln mit Hilfe einer Macerationslösung aus Salpetersäure und chlorsaurem Kali in Muskelfasern und zählte diese mit Lupe und Nadel. Natürlich waren die Fehlerquellen bedeutend, um so mehr, als es bei seiner Methode auch häufig zu einer Zerreißung der Muskelfasern in kleinere Partikel kam. Doch schon er kam zu dem Resultat, daß „bei erwachsenen Fröschen derselbe Muskel eine beträchtlich größere Anzahl von Fasern enthält und daß mithin die Ansicht, nach welcher das Wachstum des Muskels lediglich auf einer Zunahme des Volumens oder des Querschnittes der vorhandenen Muskelfasern, und nicht auf einer Neubildung beruhen soll, ein irriger ist“. Es müssen sich also während des Wachstums der Frösche neue Muskelfasern gebildet haben. Auch die Resultate von Deiters bewegen sich in dieser Richtung, und wir werden weiter unten auf sie zurückkommen.

Jedenfalls haben meine Zählungen erwiesen, daß mit steigendem Alter normal eine fortlaufende Zellvermehrung einhergeht. Ob dieselbe allerdings ebenso wie das Wachstum eine begrenzte Dauer

hat und zu welcher Zeit dieser Stillstand einsetzt, ist bis jetzt noch nicht festgestellt. Margo nahm (1861) an, daß ein dauernder Neuersatz von Muskelelementen für die durch die Lebenstätigkeit zugrunde gehenden alten Muskelprimitivbündel nicht stattfinde — das Gleiche vertraten auch die meisten Physiologen seiner Zeit —, sondern der Stoffwechsel in den Muskeln scheine ein bloß molekularer zu sein und gründe sich nicht auf den Wechsel seiner histologischen Elemente. Meine Objekte ließen indes erkennen, daß bis zu dem Alter von 8 Wochen resp. 3 Monaten diese Hemmung noch nicht eingetreten war. Verglich ich nun in einem Schnitt eines jungen Tieres die Zahl der Muskelfasern in den verschiedenen Körperregionen mit ebensolchen anderer Schnitte von älteren Tieren, so ließ sich ohne weiteres feststellen, daß eine Faservermehrung auf alle Regionen nicht gleichmäßig verteilt war, daß also ein Teil oder Muskel des Körpes relativ mehr Fasern angesetzt hatte als der andere, je nach Veränderung der normalen Proportion des Körpers oder der individuellen Disposition.

Margo gab auch schon an und führt zu gleicher Zeit aus, auf welche Weise nach seiner Auffassung diese Zunahme an Muskelelementen zu erklären sei. Er entschied die Frage der physiologischen und pathologischen Zunahme der Muskeln dahin, daß man dieselbe teils der Volumzunahme der schon vorhandenen Muskelfasern, teils aber einer wirklichen Neubildung von Muskelfasern zuschreiben müßte. Er glaubt daher, daß bei jeder periodischen Zunahme des Wachstums in gewissen Organen, z. B. während der Pubertätszeit, bei Fröschen zur Zeit der rascheren Entwicklung, bei den Extremitäten und den Respirationsorganen, dann beim Uterus während der Schwangerschaftsperiode, oder in pathologischen Fällen exquisiten Grades wie Hypertrophie des Herzmuskelfleisches etc. eine wirkliche Neubildung von Muskelelementen mit Sicherheit anzunehmen sei. Dagegen behauptet G. Viner Ellis, der die periodische Zu- und Abnahme der Muskulatur des Uterus untersuchte, daß während der Schwangerschaft eine Vergrößerung und nach derselben eine Verkleinerung der einzelnen Muskelfasern stattgefunden habe, jedoch keine Spur von Neubildung.

Wie dem auch sei, eine Zellvermehrung und, wie meine Messungen weiterhin ergaben, auch eine Zellvergrößerung ließ sich wenigstens in der Hauptwachstumsperiode nicht leugnen. Allerdings müßte die Zellvermehrung durch einwandfreien Nachweis von Zellteilungserscheinungen oder embryonalen Muskelelementen im wachsen-

den Organismus bewiesen werden; beides konnte ich nicht genau konstatieren. Wenn übrigens die Muskelphysiologie zugibt, daß ein Muskel im besten Falle nur solange auf die eine oder andere Weise zunehmen könne, bis das Individuum selbst erwachsen sei, so ist es für die meisten Fische wahrscheinlich, daß diese Muskelzunahme das ganze Leben über anhält, da behauptet wird, der Fisch wachse bis zu seinem Tode weiter.

Weiterhin ließ sich an den Schnittpräparaten von *Cyprinus carpio* erkennen, daß auch bei ihm die Rückenmuskulatur wie bei den höheren Vertebraten in einzelne voneinander getrennte Muskeln zerfällt; diese waren auf dem Querschnitt deutlich voneinander getrennt und wiesen in Bezug auf Größe und Zahl ihrer Muskelfasern bei einem und demselben Tier konstante Unterschiede auf. Daß bei Tieren von gleicher Größe und gleichem Alter eine Verschiedenheit in der Zahl und Größe ihrer Muskelfasern in einem bestimmten Muskel auftreten konnte, wird uns ohne weiteres klar sein, da geringe Differenzen zwischen allen noch so ähnlichen Organen bestehen. Immerhin ließ sich durch die gefundenen in den Tabellen verzeichneten Mittelwerte eine Zahl feststellen, die Anspruch auf Genauigkeit erheben kann und den Vergleich mit verschiedenen Muskeln derselben Art verschiedener Tiere aushält.

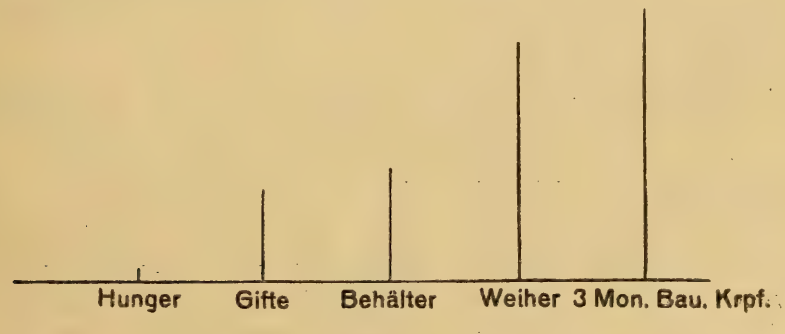


Fig. C.

Relative Zunahme an Körperlänge der verschiedenen Versuchsfische nach Abschluß der Versuchszeit.

Bei einem Vergleich aller Zahlen, die als Durchschnittswerte für die einzelnen Gruppen von Versuchsfischen gefunden wurden, konnte ich feststellen, daß das Ausgangsmaterial, die 4 Wochen alten Edelkarpfen, mit 687 Muskelfasern, die geringste Anzahl an solchen zeigten. Nicht sehr verschieden von ihnen erwiesen sich der Zellenzahl nach die Hungerkarpfen mit 750 Muskelfasern, trotzdem diese um 4 Wochen älter waren und beim Beginne des Versuches bei einer

gleichen Größe wie die ersten von 16 mm ungefähr auch dieselbe Anzahl von Muskelfasern gehabt haben dürften. In diesen 4 Wochen, welche normalerweise zur Hauptwachstumsperiode der Karpfen gegehören, stieg die Zahl der Muskelfasern also nur um 63, während die durchschnittliche Größe der Muskelfaserquerschnittsflächen sogar um 320 μ^2 pro Fläche zurückging. Mithin ein Beweis, daß bei hungernden Fischen zwar der Zellteilungsprozeß nicht gänzlich erlischt, jedoch ganz erheblich nachläßt und überdies eine durchgehende Abnahme der Dicke der Muskelfasern erfolgt.

Die nächsthöheren Zahlen fanden sich bei jenen Karpfen, die im Behälter gehalten wurden, und zwar zeigten sie ungefähr die doppelte Anzahl von Muskelfasern wie die gleich alten Hungerkarpfen. Auch waren sie von 16 mm auf 30 und 33 mm in der Länge gewachsen, also ebenfalls um das Doppelte wie die ersteren. Wir sehen ohne weiteres, daß normalerweise die Zahl der Muskelelemente und das Längenwachstum in bestimmtem Verhältnis zueinander stehen. Ebenso wie der individuelle äußerliche Unterschied der im Behälter gezogenen Karpfen nur ein relativ geringer (3 mm!) war, fanden sich auch bezüglich Faserzahl und -größe entsprechend geringe, aber doch deutliche Differenzen. Hier scheint mir das teilweise starke Zurückbleiben in der Muskelfaserdicke bei den sonst minimalen Unterschieden von einschneidender Bedeutung.

An nächsthöherer Stelle standen mit 2394 Muskelfasern die unter den besten Ernährungsverhältnissen aufgewachsenen Weiherkarpfen, die in der gleichen Zeit wie alle andern die geradezu enorme Körperlänge von $53^1/_2$ mm im Durchschnitt (manche hatten 6 und 7 cm!) erreichten und auch mit einem großen Durchmesser von 277 μ und einem kleinen von 219 μ alle anderen gleichalterigen Karpfen bei weitem übertrafen. Vor allem mußte dieses Ergebnis in die Augen springen, wenn man auf der andern Seite zum Vergleiche die 3 Monate alten Bauernkarpfen heranzog, die doch ebenfalls unter natürlichen und günstigsten Bedingungen in einem Wielenbacher Weiher gehalten worden waren. Der Zellteilungsrhythmus geht bei den Bauernkarpfen bedeutend langsamer vor sich, denn die schnellwüchsigen Edelkarpfen würden im Alter von 3 Monaten wohl über 4000 Muskelfasern zählen, da sie im 3. Monate ihres Wachstums eine noch bedeutendere Wachstumsgeschwindigkeit zeigen als in den vorhergehenden. Im gleichen Alter von 2 Monaten verglichen, würde der Bauernkarpfen dem Edelkarpfen sowohl an Körperlänge

stark nachstehen, als auch weniger Muskelfasern besitzen als dieser. Desgleichen würde selbstverständlich die Muskelfaserdicke, die im Alter von 3 Monaten schon sehr gering ist, bei 8wöchigen Bauernkarpfen eine unverhältnismäßig geringe sein. Die angegebenen Durchschnittszahlen bewiesen, daß die 3monatigen Bauernkarpfen nur um ganz wenig dickere Muskelfasern besaßen als die 4 Wochen alten Edelkarpfen, vorausgesetzt, daß beide Rassen unter gleich guten Verhältnissen aufgezogen wurden. Außerdem erschien die Schnittfläche bei den Edelkarpfen mehr durchsaftet und zeigte bereits in dem geringen Alter von 8 Wochen Fetteinlagerung an den Prädilektionsstellen unter dem Integument und in der Umgebung der Chorda und der Processus spinosi dorsales, während die der Bauernkarpfen einen trockneren, zäheren Eindruck machte und von Fettansatz keine Spur zu finden war.

Bezüglich der Dicke der Muskelfasern zeigten nicht nur verschiedene Fische konstante Dickenunterschiede, sondern auch verschieden alte Tiere der gleichen Rasse und zwar nahm die Faserdicke direkt proportional dem durch die Ernährung bedingten allgemeinen Körperwachstum zu oder ab. Auch fiel mir sofort auf, daß ein und derselbe Fisch innerhalb seiner verschiedenen Rückenmuskelpartien konstante Faserdickenunterschiede aufwies. So hatten z. B. jene Muskelzüge, die direkt unter der Rückenlinie zu beiden Seiten der Muskulatur der Rückenflossenstrahlen lagen, ebenso wie ein Zellenkomplex in der Gegend des Horizontalseptums, stets bedeutend kleinere Faserquerschnitte als alle übrigen.

Selbstverständlich wurden — wie oben schon hervorgehoben — zu den Messungen jeweils nur die größten rechteckigen Querdurchmesser der Muskelfasern verwendet. Diese größten Muskelfasern lagen nun nicht, wie Deiters auf p. 419 (l. c.) seiner erwähnten Publikation angibt, „ganz durch den Muskel verteilt", sondern sämtlich in der Umgehung der Chorda bzw. in derjenigen einer Horizontalebene, welche man sich durch den äußeren Dorsalrand der Chorda gelegt vorstellen möge; desgleichen lagen die jeweils kleinsten Muskelfasern (von denen speziell Deiters spricht) stets nur direkt unter der Rückenlinie und in der Gegend des Horizontalseptums zu abgeschlossenen Komplexen vereinigt. Auch seine Behauptung, eine Muskelfaser verändere ihre Dimension in ihrer ganzen Länge nur sehr selten bedeutend, muß ich in Abrede stellen. Ich habe im Gegenteil vollkommen ausgebildete Fasern von ganz minimaler Dicke zwischen den übrigen dickeren und dicksten Muskelfasern gesehen.

Auf den ersten Blick hätte man vermuten können, daß dies junge nachwachsende und nicht die Enden ausgewachsener Muskelfasern waren, doch konnte ich keinerlei Merkmale finden, die aus dieser Vermutung eine Tatsache hätte werden lassen. Verfolgte man jedoch diese Muskelfaserquerschnitte durch eine Reihe von Schnitten hindurch, so ließ sich deutlich eine Dickenzunahme konstatieren. Im übrigen muß ich Deiters zustimmen, wenn er bei jüngeren Tieren die Größe der Muskelfasern sowohl in verschiedenen Muskeln als auch innerhalb desselben Muskels nur sehr unbedeutend verschieden angibt; jemehr das Tier wächst, desto mehr treten dann die Unterschiede hervor. In meinen Untersuchungen bin ich zu den gleichen Resultaten gelangt.

Daß sich auch ein verschieden schnelles Wachstum zahlenmäßig z. B. zwischen den Muskeln des Bauches und denen des Schwanzes nachweisen läßt, wie dies bereits Deiters (1861) behauptet und auf die verschieden starke Inanspruchnahme dieser Muskeln zurückgeführt hat, scheint mir nach dem Gesagten keinem Zweifel zu unterliegen. Führt er an eben dieser Stelle doch auch ein Beispiel an, wie solch ein langsameres Wachsen (wie oben bei der Bauchmuskulatur) bei zwei jungen gleichalten Kaninchen experimentell herbeigeführt wurde. Es wurde die Größe der Muskelfasern in den Mm. gastrocnemii bestimmt, bei einem normalen Tier und bei einem, dem auf der einen Seite der N. ischiadicus durchschnitten war. Bei diesem fand er an dem nicht operierten Beine breitere Muskelfasern als bei dem Kontrolltier und auf der Seite mit durchschnittenem N. ischiadicus schmälere Muskelfasern als auf der mit gesundem Nerven. Er schloß daraus, daß in den am wenigsten geübten Muskeln auch die schmalsten Muskelfasern zu erwarten seien.

Über die Bestandteile der Muskelfasern ist bis jetzt noch nichts Sicheres bekannt geworden. Maurer untersuchte daraufhin die Fischmuskulatur sehr gründlich. Wenn wir einen Muskelfaserquerschnitt betrachten, so sehen wir, daß in jeder ausgewachsenen Muskelfaser ein randständiger Kreis radiärer Fibrillen liegt. Das Zentrum des Muskelfaserquerschnitts wird von Fibrillen erfüllt, die ohne bestimmte Richtung nach allen Seiten durcheinanderliegen und durch Teilung der randständigen Fibrillen entstanden sind. Die Anzahl dieser Fibrillen ist bei verschieden alten Muskelfasern sehr verschieden groß und kann in einer ausgewachsenen Muskelfaser auf dem Querschnitt mehr als 250 betragen. In Bezug auf die Größe sind die zentral gelegenen Fibrillen bedeutend kleiner

als die randständigen, die Größe der Fibrillen zueinander bei gleich großen Muskelfasern ist relativ jedoch die gleiche.

Die wichtigsten Resultate, welche meine Untersuchungen ergeben haben, sind folgende:

1. Das Ausgangsmaterial für die Versuche — die 4 Wochen alten Edelkarpfen — hatte sowohl die geringste Anzahl von Muskelfasern als auch die geringsten Dickendurchmesser.

2. Die Dicke der Muskelfasern der Bauernkarpfen war im Alter von 3 Monaten noch um ein weniges geringer als diejenige des 4 Wochen alten Ausgangsmaterials der Edelkarpfen. Dagegen war die Anzahl der Muskelfasern (entsprechend der Körperlänge) zwar tatsächlich eine ziemlich hohe, jedoch im Verhältnis zu den nur 8 Wochen alten Edelkarpfen immerhin noch recht gering.

3. Die Hungerkarpfen zeigten nur wenig mehr Muskelfasern als das Ausgangsmaterial, und der durchschnittliche Querschnitt der Muskelfasern erwies sich sogar als noch kleiner als derjenige des Ausgangsmaterials. Entweder hatten diese Fische (obwohl auch sie aus der gleichen Brut stammten und dieselbe Größe von 16 mm bei Versuchsbeginn hatten wie alle andern Versuchsfische) zufällig etwas dünnere Muskelfasern bereits im Alter von 4 Wochen, oder aber — und das ist das Wahrscheinlichere — es fand während der Hungerperiode tatsächlich eine Verkleinerung, eine Schrumpfung der Muskelfasern dadurch statt, daß der Körper zur Erhaltung des Lebens die nötigen Fett- und Eiweißstoffe aus seiner eigenen Muskel- und Bindegewebssubstanz herauszog. Es fand ein Abbau von Muskelelementen statt. Im Hungerzustand sind also sowohl der Zellteilungsrhythmus als auch das Eigenwachstum der Muskelfasern und — infolge dieser beiden Tatsachen — das des gesamten Tierkörpers herabgesetzt oder — dies gilt nur für das Wachstum, nicht für die Teilung — auch ganz aufgehoben.

4. Die in den Behältern mit und ohne Wasserwechsel gehaltenen Edelkarpfen lassen deutlich erkennen, daß die ins Wasser gelangten Excremente und Excrete der Fische, eventuell auch die allmählich steigende Sauerstoffarmut infolge der starken Sauerstoffzehrung der Excremente (Wasserpflanzen zur Durchlüftung des Wassers wurden absichtlich weggelasssen) einen nachteiligen Einfluß einmal auf das Gesamtwachstum der Tiere, dann aber auch auf die Zahl und Dicke der Muskelfasern ausgeübt hatten und zwar scheint die Schädlichkeit mehr Einfluß auf die Muskelfasergröße gehabt zu haben als auf den Zellteilungsrhythmus. Daß auch die Kontrollfische in dem nicht zu

engen Behälter nur eine Länge von 33 mm erreichten, ist beachtenswert. Eine eingehende Untersuchung der hier wirksamen Faktoren erscheint lohnend.

5. Die in jeder Hinsicht alle anderen Versuchsfische übertreffenden Weiherkarpfen zeigten bei einer auch im Durchschnitt riesigen Körperdimension eine ganz beträchtliche Faservermehrung (über 600 mehr als die unter den nämlichen Bedingungen im Behälter gehaltenen Rassekarpfen) und außerdem auch einen enormen Zuwachs an Faserdicke.

6. Ungünstige Milieuverhältnisse wirken in erster Linie auf die Zellgröße hemmend ein. Die Teilungstendenz kann ebenfalls stark beeinflußt, anscheinend aber auch dann noch nicht ganz unterdrückt werden, wenn bereits statt Zunahme des Zellvolumens eine Abnahme erzwungen wird.

7. Schnellwüchsige Rassen neigen in ihren Hungerformen mehr dem Typus der Langsamwüchsigen zu, da ihre Zellen sehr viel kleiner werden, die Zahl der Zellen aber nicht in demselben Maße zurückbleibt wie ihr Größenwachstum.

Was nun die erkennbaren Ursachen der Schnellwüchsigkeit und der Langsamwüchsigkeit anbetrifft, so sind an inneren Unterschieden hervorzuheben:

I. Bezüglich des Zellteilungsrhythmus ist keine große Verschiedenheit zwischen den beiden Wuchsformen vorhanden. Immerhin besitzen die Rassekarpfen jedoch den rascheren Zellteilungsrhythmus.

II. Die Hauptursache der Schnellwüchsigkeit beruht indes auf der Eigenschaft der Muskelfasern, ihr eigenes Volumen in kurzer Zeit schnell zu vermehren und durch die bedeutendere Dicke und Länge der einzelnen Muskelfasern die gesteigerte individuelle Körperzunahme hervorzurufen.

III. Die schnellwüchsigen Edelkarpfen besitzen überdies grobfaserige, stärker durchsaftete Muskelelemente, während die der langsamwüchsigen gemeinen Rasse feinfaseriger sind, dafür allerdings auch zäher und dürrer auf dem Schnitt erscheinen. Bei 8 Wochen alten Rassekarpfen konnte ich auch schon teilweise relativ bedeutende Fettablagerungen an den Prädilektionsstellen konstatieren; bei den Bauernkarpfen ließen sich dagegen in keinem Objekt nennenswerte Spuren dieser Substanzen nachweisen.

IV. Schnellwüchsigkeit bei Karpfen beruht also nur zum geringen Teil auf Beschleunigung des Zellteilungsrhythmus, in der Hauptsache vielmehr auf erheblicher Steigerung der Zellgröße.

Lfd. No.	Rasse der Fische	Zweck des Versuchs	Zahl der Fische	Alter bei Versuchsbeginn	Dauer des Versuchs	Bedingung des Versuchs	Ort der Ausführung des Versuchs	Tag und Art der Fixierung
1.	Edelkarpfen (Wielenbacher Edelzucht, Schwarzenfelder Stamm)	Eventuell schädliche Einwirkung der Excremente, Secrete und Nahrungsüberreste auf die Körperzellen	58	4 Wochen vorgestreckt	4 Wochen	Die Fische wurden bei mäßiger Temperatur (ca. 15°) in einem Behälter mit ungefähr 28 l Wasser Inhalt (Leitungswasser!) ohne Wasserwechsel während der ganzen Versuchsdauer gehalten. Fütterung künstlich (Plancton) und reichlich. Sämtliche Fische waren gleich groß und stammten aus derselben Brut	Wielenbach	23./8. 1918 mit teils 4% Formalin, teils Carnoy-Gemisch
2.	Edelkarpfen (w. o.)	Kontrollversuch zu 1.	49	4 Wochen vorgestreckt	4 Wochen	Wie unter 1., nur mit Wasserwechsel	Wielenbach	23./8. 1918 wie oben
3.	Bauernkarpfen aus dem Risser See	Wachstumsvergleich	19	1 Tag	3 Monate	Die Tiere wurden ab Verlassen des Eies in einem Teich bei guter natürlicher und künstlicher Ernährung gehalten	Wielenbach	17./9. 1918 wie oben
4.	Edelkarpfen (w. o.)	Wachstumsvergleich	14	4 Wochen vorgestreckt	4 Wochen	Die Tiere wurden bei natürlicher und künstlicher Ernährung in einem modernen Zuchtweiher gepflegt	Wielenbach	23./8. 1918 wie oben
5.	Edelkarpfen (w. o.)	Eventuelle Schädlichkeiten durch Giftwirkung und Wachstumshemmung infolge Hunger	6	4 Wochen vorgestreckt	4 Wochen	Von Herrn Prof. Demoll ausgeführt. Haltung in Behälter von ca. 10 l Inhalt (Leitungswasser) bei Zimmertemperatur (22 bis 26°). Hungerration. Kein Wasserwechsel	Biologische Versuchsstation. Anstalt für Fischerei München	
6.	Edelkarpfen (w. o.)	Kontrollversuch zu 5 Zur Lösung der Frage ob Wachstumsfähigkeit beeinträchtigt wird.	1	4 Wochen vorgestreckt	4 Wochen	War die ersten 10 Tage in Behälter wie 5, wurde dann allein bei reichlichstem Futter (Plancton) gehalten. † am 24./8. 18 an Überfütterung	wie unter 5	

Tabelle III.

Muskelfasergröße und -zahl beim Ausgangsmaterial.

Objekt	Muskelfaserdurchmesser in μ		Schnittzahl der Serie	Gesamtzahl der gezählten Schnitte	Objekt	Anzahl der Muskelfasern
	großer	kleiner				
I	147	124	16	15	I	714
„	154	125			„	713
„	157	145			„	711
„	158	143			„	706
II	147	131			„	703
„	158	135			II	691
„	154	127			„	666
„	150	121			„	683
III	148	133			„	673
„	158	123			„	669
„	153	143			III	674
„	165	136			„	686
					„	675
					„	669
					„	672

Tabelle IV.

Muskelfasergröße und -zahl bei Edelkarpfen im Behälter ohne Wasserwechsel.

I	188	141	40	18	I	1572
„	179	169			„	1550
„	225	176			„	1563
„	204	183			„	1557
II	184	148			„	1578
„	225	171			„	1523
„	194	206			II	1512
„	210	172			„	1492
III	185	145			„	1527
„	205	170			„	1556
„	210	162			„	1543
„	191	184			„	1562
					III	1550
					„	1613
					„	1575
					„	1587
					„	1633
					„	1587

Tabelle V.

Muskelfasergröße und -zahl bei Edelkarpfen im Behälter mit Wasserwechsel.

Objekt	Muskelfaserdurchmesser in μ		Schnittzahl der Serie	Gesamtzahl der gezählten Schnitte	Objekt	Anzahl der Muskelfasern
	großer	kleiner				
I	195	177	44	12	I	1744
„	210	214			„	1774
„	220	203			„	1706
„	218	180			„	1699
II	192	180			„	1632
„	213	217			„	1649
„	228	201			II	1685
„	220	196			„	1602
					„	1707
					„	1758
					„	1720
					„	1724

Tabelle VI.

Muskelfasergröße und -zahl bei Bauernkarpfen im Weiher bei guter Ernährung.

I	158	126	59	14	I	3177
„	177	146			„	3203
„	167	146			„	2949
„	161	149			„	2896
II	162	131			„	2903
„	160	135			„	3004
„	177	150			„	3027
„	165	153			II	3170
					„	3213
					„	3202
					„	3114
					„	2860
					„	2864
					„	2950

Tabelle VII.

Muskelfasergröße und -zahl bei den Hungerkarpfen.

Objekt	Muskelfaserdurchmesser in μ		Schnittzahl der Serie	Gesamtzahl der gezählten Schnitte	Objekt	Anzahl der Muskelfasern
	großer	kleiner				
I	155	114	34	20	I	777
„	164	130			„	786
„	163	118			„	813
„	168	128			„	812
II	153	117			„	803
„	174	116			„	774
„	160	133			„	744
„	174	120			„	755
					„	719
					„	680
					II	673
					„	748
					„	699
					„	717
					„	763
					„	802
					„	825
					„	748
					„	651
					„	701

Tabelle VIII.

Muskelfasergröße und -zahl bei den Weiherkarpfen.

I	251	186	71	16	I	2366
„	298	248			„	2375
„	276	214			„	2307
„	276	221			„	2674
II	248	194			„	2289
„	304	237			„	2480
„	287	220			„	2449
„	276	231			„	2411
					II	2389
					„	2351
					„	2320
					„	2531
					„	2186
					„	2493
					„	2325
					„	3434

Tabelle IX.

Zusammenstellungen über die Versuchsresultate.

	Versuche	Körpergröße (absolute) am Beginn des Versuchs in mm	Körpergröße (durchschnittliche) am Ende des Versuchs in mm	Durchschnittliche Muskelfasergröße am Ende großer Durchmesser in μ	Durchschnittliche Muskelfasergröße am Ende kleiner Durchmesser in μ	Durchschnittliche Zahl der Muskelfasern im dorsalen halben Abschnitt
1.	Edelkarpfen ohne Wasserwechsel	16	30	200	169	1559
2.	Edelkarpfen mit Wasserwechsel	16	33	212	196	1699
3.	Bauernkarpfen	?	43	166	142	3038
4.	Weiherkarpfen	16	$53^1/_2$	277	219	2394
5.	Hungerkarpfen	16	1 fast normal [1]) 2 = 16 4 = 18,5	164	122	750
6.	Ausgangsmaterial	16	—	154	132	687

1) Das Tier wurde nicht fixiert und konnte infolgedessen kein Zahlenmaterial für die Tabellen liefern.

Literaturverzeichnis.

Amelung, C., Ueber mittlere Zellgrößen, Inaug.-Diss., Würzburg 1893.

Baum, H., Die morphologisch-histologischen Veränderungen in den ruhenden und tätigen Leberzellen, in: Deutsch. Ztschr. Tiermed. Pathol., Vol. 12.

Becher und Demoll, Einführung in die mikroskopische Technik, Leipzig 1913.

Berezowski, A., Studien über die Zellgröße, in: Arch. Zellforschung, Vol. 5, 1910.

Boveri, Th., Zellstudien, Heft 5, 1905.

Braus, H., Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur der Selachier, in: Morphol. Jahrb., Vol. 27, 1899.

Chambers, R., Einfluß der Eigröße und der Temperatur auf das Wachstum und die Größe des Frosches und dessen Zellen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 72, 1908.

Child, C. M., The process of reproduction in organisms, in: Biol. Bull., Vol. 23, 1912.

Conklin, E. G., Body size and cell size, in: Journ. Morphol., Vol. 23, 1912.

—, Cell size and nuclear size, in: Journ. exper. Zool., Vol. 12, 1912.

Deiters, O., Beitrag zur Histologie der quergestreiften Muskelfaser, in: Arch. Anat. Physiol., 1861.

—, De incremento musculorum anatomico-physiologico, Dissertatio inauguralis, Bonnae 1858.

Demoll, R. und Strobl, Temperatur, Entwicklung und Lebensdauer, in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, 1909.

Eenar, Lea, Further studies concerning the methods of calculating the growth of herrings, Copenhague 1913.

Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung, in: Arch. Anat. Physiol., 1905.

Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899.

Friedenthal, H., Untersuchungen über Rohgewichts- und Wachstumszunahmen.

—, Experimentelle Prüfung der bisher aufgestellten Wachstumsgesetze, in: Ber. physiol. Ges. Berlin 1909.

—, Allgemeine und spezielle Physiologie des Menschenwachstums, Berlin 1914.

Fürbringer, M., Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 30, 1895.

Gegenbaur, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Gerasimoff, J., Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge der Kernmasse, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 1.

—, Ueber den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle, Moskau 1902.

Grenacher, Beiträge zur näheren Kenntnis der Muskeln der Cyclostomen und Leptocardier, in: Z. wiss. Zool., Vol. 17, 1867.

Hatschek, Ueber den Schichtenbau des Amphioxus, in: Anat. Anz., 1888.

—, Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes, in: Verh. anat. Ges. (Wien) 1892.

Heincke, Neue Forschungen über Alter und Wachstum der Schollen, in: Fischerbote, No. 7 u. 8, Hamburg, Jg. 1916.

Hertwig, O., Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena 1906.

Klunzinger, Ueber Zwergrassen bei Fischen und bei Felchen insbesondere, Stuttgart 1900.

Langerhans, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 12, 1876.

Leydig, Zelle und Gewebe, Bonn 1885.

v. d. Malsburg, Die Zellengröße als Form und Leistungsfaktor bei den landwirtschaftlichen Nutztieren, in: Arb. Deutsch. Ges. Züchtungskunde, 15. Flugschrift, Hannover 1911.

Margo, Neue Untersuchungen über die Entwicklung, das Wachstum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 20, 1862.

Maurer, F., Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehungen zu den gleichen Muskeln der Selachier uud Teleostier, in: Morphol. Jahrb., Vol. 18, 1892, p. 76ff.

—, Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Vertebraten, ibid., Vol. 21, 1894, p. 473ff.

Maurer, F., Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenese der Muskelfasern, in: Ergebn. Anat. (Merkel und Bonnet), 1900.

—, Entwicklung des Muskelsystems, in: O. Hertwig's Handb. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena 1906, Vol. 3, Teil I, Kap. 1.

Nussbaum, Ueber Muskelentwicklung, in: Festschr. anat. Ges. Berlin, 1896.

Paneth, Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern aus Sarkoplasten, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Abt. 3, Vol. 92, 1885.

Popoff, M., Experimentelle Zellstudien, in: Arch. Zellforsch., Vol. 1, 1908.

—, Inaug.-Diss., 1882.

Schultze, M., Ueber Muskelkörperchen etc., in: Arch. Anat. Physiol., 1861.

Schulze, F. E., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der quergestreiften Muskelfasern, ibid., 1862.

Stöhr, Lehrbuch der Histologie, Jena 1910.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Anhang zur Arbeit von Weiss:

Der Wassergehalt des Edelkarpfens und des Bauernkarpfens.

Von

Dr. **Breest,**
Assistent a. d. Biolog. Versuchsanst. München.

Aus den Ergebnissen der vorstehenden Arbeit geht hervor, daß die Schnellwüchsigkeit des Edelkarpfens gegenüber dem Bauernkarpfen weniger auf einer stärkeren Vermehrung der Zahl als vielmehr der Größe der einzelnen Muskelzellen beruht. Nun gibt Weiss an, daß beim Edelkarpfen die Zellen im histologischen Bild ein schwammigeres Aussehen haben als beim Bauernkarpfen. Man könnte daraus schließen, daß die größeren Zellen des Edelkarpfens also wasserreicher wären als die kleineren des Bauernkarpfens. Wäre dem so, dann hätte die Züchtung der Edelrasse wenig Zweck, denn man würde die Fische nicht an wertvollen Bestandteilen, an nutzbarer Trockensubstanz des Fleisches, anreichern, sondern an für die menschliche Nahrung zwecklosem Wasser! Auf Anraten von Herrn Prof. Demoll nahm ich eine Prüfung dieser Frage auf analytischem Wege vor.

Zur Untersuchung kamen zwei 5jährige Karpfen: der Edelkarpfen, ♀ mit mäßig entwickeltem Ovar, wog 1633 g, der Bauernkarpfen, ♂ mit sehr gut entwickelten Hoden, 937 g. Der Gewichtsverlust beim Trocknen bei 105—125° bis zur Gewichtskonstanz, das

ist der Wassergehalt [1]), betrug beim Edelkarpfen 80,90 %, beim Bauernkarpfen 80,05 %. Ein Unterschied ist ja nun vorhanden. Rechnet man den Wassergehalt auf Trockensubstanz um, so fallen auf 100 g Trockensubstanz, also wertvollem Anteil, beim Bauernkarpfen 401,3 g Wasser, beim Edelkarpfen 423,6 g, und der wertvolle Fleischanteil ist beim Edelkarpfen um 5,6 % mehr als beim Bauernkarpfen mit wertlosem Anteil, dem Wasser, beladen. Der Unterschied ist so klein, daß er für praktische Zwecke nicht in Frage kommt. Infolgedessen wurde auch darauf verzichtet, der Frage nach der Konstanz des Wassergehaltes des Karpfenfleisches weiter nachzugehen.

---

[1]) Bei einer Temperatur von 125°, die kurze Zeit erreicht wurde, können natürlich auch noch andere Zersetzungen der organischen Substanz eingetreten sein, die zu Gewichtsabnahme führen und so den Wert für Wassergehalt erhöhen können.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über Hautlichtsinn, Augen- und Fühlerfunktionen bei Stylommatophoren.

Von

Prof. **Victor Franz**, Jena.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Die folgende Arbeit behandelt

1. Die Nachprüfung früherer Angaben über Hautlichtsinn, Augenlichtsinn und Phototaxis bei Heliciden,

2. Ermittlungen über das Zusammenarbeiten des Auges mit dem Augenträger bei diesen Tieren und einigen nahe verwandten.

Der Anlaß zu den Versuchen war die sich aufdrängende Frage nach der Funktion des Auges der Heliciden und ähnlicher Stylommatophoren, worüber nämlich bis 1915 erst wenige Untersuchungen und keine recht handgreiflichen Ergebnisse vorlagen, während im Gegenteil E. Yung 1911 hierüber wie auch über den Hautlichtsinn zu völlig negativen Ergebnissen gekommen war.[1]) Yung bemerkte bei seinen zahlreichen Experimenten weder eine Lichtliebe noch Dunkelliebe der Versuchstiere noch deren Fähigkeit, Hindernisse photisch wahrzunehmen, ebensowenig irgendeine Reaktion bei Belichtung der winzigen Äuglein. Schnecken mit amputierten Augen verhielten sich genau so wie unversehrte. So kam Yung zu dem Schlusse, die

---

1) E. Yung, De l'insensibilité à la lumière et de la cécité de l'escargot (Helix pomatia), in: Arch. Psychol., Vol. 11, No. 44, Nov. 1911, 26 S.

Weinbergschnecke — denn mit dieser Art hatte er gearbeitet — verfüge weder über eine dermatoptische Fähigkeit, noch hätten ihre Augen irgendeine Funktion, sie sei vollständig blind. — Wenn man hiernach für möglich halten konnte, alle früheren Angaben über Hautlichtsinn bei *Helix* würden auf Fehlerquellen beruhen, so konnte man sich doch nicht so leicht zu der Annahme verstehen, das Auge sei funktionslos, einfach aus morphologischen Gründen nicht. Denn die Schneckenäuglein sind zwar winzig klein, aber keineswegs rudimentär, wie sie ja auch, anders als sonst rudimentäre Organe, in der ganzen Unterordnung recht gleichmäßig ausgebildet erscheinen; vielmehr sind sie mit etwa denselben Teilen ausgerüstet wie sicher funktionstüchtige Augen bei zahlreichen andern Wirbellosen, unter anderm mit einer stets kugelrunden Linse und mit Sehzellen von feiner Differenzierung, wie aus R. HESSE's Beschreibung hervorgeht, und diese Äuglein stehen an exponierter Stelle. Demnach mußte man sich sagen, sie müssen eine Funktion, und zwar eine photoreceptorische Funktion, haben. Somit war es eigentlich die Erinnerung an das YUNG'sche Ergebnis, die mich seit 1915 anregte, im Felde von Zeit zu Zeit in freien Stunden Versuche über die Funktion der Augen anzustellen.

Schon im Sommer 1915 stand es nach meinen Versuchen für mich fest, daß nachweislich die Augen lichtempfindlich sind. Während ich dies für mich behielt, um die Versuche gelegentlich zu wiederholen und fortzusetzen, erschien 1916 die Arbeit von W. v. BUDDENBROCK[1]), der, gleichfalls durch YUNG's Angaben angeregt, mit Heliciden Versuche zum Nachweis des Lichtsinns angestellt hatte, ältere Angaben bestätigte und Neues hinzufügte, darunter vor allem zwei Beweisgründe für die Lichtempfindlichkeit des Helicidenauges: erstens, die bei *Helix pomatia* und *hortensis* nach Beschattung oder Verdunkelung eintretende Aufbäumebewegung erfolgte bei durch Fühleramputation geblendeten Tieren auch im Hellen unaufhörlich; zweitens, die Schnecken wichen vor einem schwarzen Hindernis, das offenbar im Sehwinkel ihrer Augen lag, auf knapp 10 cm Entfernung aus, eine geblendete tat es nicht.

Obwohl nun hiernach die Frage, die ich mir gestellt hatte, schon als beantwortet gelten konnte, hatte ich allen Grund, meine Ver-

---

1) W. v. BUDDENBROCK, Einige Bemerkungen über den Lichtsinn der Pulmonaten, in: SB. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. B, Jg. 1916, 1. Abh., 1916, 23 S.

suche gelegentlich fortzusetzen, denn meine Versuche beweisen das Sehvermögen des Helicidenauges auf einem anderen Wege und bringen mancherlei Gesichtspunkte hinzu: sie erbringen hauptsächlich den Nachweis, daß der Augenträger beim Anstoßen an sichtbaren Körpern eine durchschnittlich geringere Retraktion ausführt als beim Anstoßen an unsichtbaren Körpern, nämlich an einer Glasscheibe. Hierüber handelt ausführlich der zweite Teil dieser Arbeit, der ihr Hauptteil ist.

Daß ich im ersten Teil Nachprüfungen früherer Angaben vorausschicke, hat folgenden Grund. Im Verlauf der Versuche bemerkte ich, und auch schon frühere Untersucher, wie Willem, haben das bemerkt, auch v. Buddenbrock ist es, wie er mir brieflich mitteilt, genau bekannt, daß die Schnecken in ihrem Verhalten gegenüber dem Licht außerordentlich variabel oder „launisch" sind und die ihnen nachgesagten Reaktionen sehr oft nicht betätigen. Für die erwähnte Augenträgerreaktion gilt das noch am wenigsten, in viel höherem Grade aber zum Beispiel für die Phototaxis, ferner konnte ich die von Nagel [1]) beschriebene Schattenreaktion und somit den Hautlichtsinn, wie ihn zuerst Nagel den Schnecken bei seinen Studien über den Lichtsinn augenloser Tiere zuerkannte, lange Zeit nicht bestätigen. Ebenso fand ich für manche von v. Buddenbrock's Angaben längere Zeit keine Bestätigung. Die Wichtigkeit jener Fragen für die Ausdeutung meiner Versuchsergebnisse veranlaßte mich zu mancherlei langwierigen Versuchen zur Nachprüfung früherer Angaben. Mein allgemeines Endergebnis dieser Bemühungen ist: ich habe schließlich das Wichtigste bestätigen können und kann mir für solche Fälle, wo das nicht möglich war, die Abweichungen in erster Linie aus der starken Variabilität des Verhaltens teils von Art zu Art, teils von Zustand zu Zustand erklären sowie aus der Geringfügigkeit von ausschlaggebenden Ursachen bei wenig deutlichen Erscheinungen. Eben wegen der Undeutlichkeit so mancher Reaktion scheint es mir nun wichtig, auch über diese meine Versuche zu berichten, somit manche frühere Angabe, die nur nach längerer Bemühung zu bestätigen war, hiermit aufs neue sicherzustellen und zugleich die hinsichtlich ihres Grades stets unberechenbare und in vielem nur sehr geringfügige

1) W. A. Nagel, Der Lichtsinn augenloser Tiere. Eine biologische Studie, Jena 1896, 120 S.

Erregbarkeit unsere Schnecken für Licht besser als je bisher zu kennzeichnen. Dies geschieht also in Teil I.

I. Nachprüfung früherer Angaben über Hautlichtsinn und über Phototaxis bei Heliciden.

1. NAGEL's Beschattungsreaktion und der Hautlichtsinn. Die von NAGEL für *Helix hortensis, pomatia, arbustorum* und *Limax agrestis* beschriebene Schattenreaktion, ein heftiges Zurückzucken im Falle plötzlicher Beschattung, welches meist nur den Kopf, zuweilen auch den ganzen, somit in das Gehäuse sich zurückziehenden Körper des Tieres, aber bei *Limax* fast nur die sich einstülpenden Fühler ergreifen soll, war mir weder bei *Helix (Helicogena) pomatia* L. noch bei anderen Schneckenarten, mit denen ich im Sommer 1915 anderweitige Versuche anstellte, aufgefallen, und bei späteren eigens darauf hinzielenden Versuchen konnte ich es merkwürdigerweise weder je an Tieren der genannten Arten noch an *Helix nemoralis* bestätigen. Es müssen also Abweichungen des Verhaltens vorkommen, wie NAGEL selber schon solche bis zum gänzlichen Ausbleiben der Reaktion erwähnte und v. BUDDENBROCK NAGEL's Angabe für *Helix pomatia* sehr leicht bestätigen konnte, für die nach NAGEL noch erregbarere *Helix hortensis* aber nicht. Nachdem ich daher 1917 schon einmal für mich niederschrieb, ich halte die NAGELsche Angabe für unrichtig und sie werde wohl auf Fehlerquellen, vielleicht auf Windzug beruhen, fand ich am 28. August 1918 an *Helix (Xerophila) variabilis* DRAP. diese Schattenreaktion sehr deutlich. Das mag allerdings damit zusammenhängen, daß diese Schneckenart eigentlich ein Kind des sonnigen Südens ist, denn man sieht die kreideweißen, bräunlich und höchst variabel gebänderten Gehäuse in Unzahl im Mittelmeergebiet an Büschen, dürren Kräutern und Gräsern hängen, glühender Sonnenhitze vermag die Schnecke im Tagesschlaf dort zu widerstehen, während sicherlich Regen und Tau sie beleben werden. Die wie so manche mediterrane Tierart auch an der atlantischen Küste Europas bis England vordringende Schneckenart fand ich im Sommegebiet ostwärts Péronne, genauer südöstlich Hargicourt, zahlreich auf grasbewachsener Brache. Weil ihr Vorkommen so weit landeinwärts mir auffiel — und es ist das, wie mir auch Herr Oberlehrer PAUL EHRMANN in Leipzig, ein ausgezeichneter Molluskenkenner, mitteilt, tatsächlich etwas Auffallendes für den Faunisten —, sammelte ich eine Anzahl der Tiere und

bemerkte in meinem Quartier an ihnen, daß sie auf geringfügige Beschattung, wie zum Beispiel infolge Darüberhinwegfahrens der Hand oder Vorstellens eines das Fensterlicht beschränkenden Stückes Pappe, sämtlich gleichzeitig überraschend schnell sich in ihre Gehäuse zurückziehen, wobei die Gehäuse, da die soeben noch kriechende Fußsohle gleichsam Punctum fixum ist, sich auf die Mitte dieser Anheftungsfläche gewissermaßen hinrollen. Diese Reaktion konnte mehrmals nacheinander hervorgerufen werden, wennschon sie nach etwa halbstündigen Versuchen mit zum Teil anderen Zielen nicht mehr erfolgte.

Nach Blendung der Schnecke durch Amputation der Fühler hatte es zunächst den Anschein, als ob die erwähnte Schattenreaktion nun ausbliebe. Das mag aber vielleicht auf einer lähmenden Wirkung des gewiß schmerzhaften Eingriffes beruhen, obwohl nach diesem, wie bekannt, die Schnecken immer wieder leicht zum Umherkriechen zu bewegen sind; vielleicht auch zum Teil auf der rasch eintretenden Gewöhnung an die Schattenreize, die schon Nagel erwähnte. Jedenfalls konnte ich sechs Tage später, nachdem offenbar der Wundreiz nachgelassen hatte, am 3. September mit voller Sicherheit notieren, daß auch die Geblendeten die Schattenreaktion ausführen.[1]) Wenn es nunmehr gestattet ist, das Ergebnis trotz meiner völlig negativen Befunde an *Helix pomatia* und *hortensis* zu verallgemeinern, zumal offenbar Nagel's Blick für diese Dinge durch zahlreiche ähnliche Beobachtungen an anderen Tieren geschärft war, so ergibt sich die Schlußfolgerung: die Nagel'sche Schattenreak-

1) Eins der gesammelten Tiere zeigte übrigens eine merkwürdige Mißbildung und wurde daher zu obigen Versuchen nicht mitverwendet. Statt zweier Augenträger war nur ein unpaarer vorhanden mit zwei winzigen

Fig. A. *Xerophila variabilis* mit unpaarem Augenträger.

nebeneinanderstehenden Äuglein auf der Kuppe (Fig. A, B). Eine ähnliche Mißbildung wurde vor Jahren im Nachrichtsbl. Deutsch. malakozool. Ges. beschrieben: ein von der Basis bis etwa zur Mitte unpaarer, dann erst sich gabelnder Augenträger bei *Helix pomatia*.

tion beruht, wie schon NAGEL angab, auf dem Hautlichtsinn.

2. v. BUDDENBROCK's Beschattungsreaktion und der Augenlichtsinn. Solange mir die Bestätigung des NAGEL'schen Befundes garnicht gelingen wollte, beschäftigte ich mich zeitweilig um so eingehender mit der von v. BUDDENBROCK beschriebenen Aufbäumebewegung. Nach v. BUDDENBROCK tritt diese, nämlich ein Heben des Vorderkörpers und Suchbewegungen desselben, oft nach Bedecken der kriechenden Schnecke mit einem Sturz aus rotem Rubinglas auf, was man 5—6 mal hintereinander wiederholen kann, ferner manchmal geradezu unaufhörlich nach Blendung des Tieres, zum Zeichen, daß die Augen den Tieren die Verdunkelung anzeigen. Bei ruhig kriechenden *Helix pomatia* genügte auch partielle Verdunkelung des unversehrten Tieres durch einen hinter oder über seinen Kopf gehaltenen Gegenstand zum Hervorrufen des Aufbäumens. Zum Teil sind diese Angaben leicht zu bestätigen. Ich brauche hier wohl kaum ausführlich zu rechtfertigen, daß ich den Ausdruck Beschattungsreaktion auch für die Aufbäumebewegung anwende. Unter anderem tue ich es deshalb, weil ich nicht glaube, daß diese Reaktion in gleichbleibender Dunkelheit andauernd wiederholt würde, wenigstens bei nächtlichem Umherkriechen wäre das wohl unmöglich.

Ich bemerkte zunächst bei *Helix* (*Cepaea, Tachea*) *nemoralis* L. die Aufbäumebewegung, sobald ich über ein kriechendes Tier einen oben und unten offenen, innen schwarzen Pappzylinder stülpte, der das Tier augenblicklich stark beschattete. Durch die obere Öffnung des Zylinders kann man genau die Bewegungen des Tieres beobachten. Sie beginnen fast stets mit einem Aufrichten der vorher im Winkel von 45° nach vorn geneigt gehaltenen Augenträger oft bis zur Senkrechten — v. BUDDENBROCK sah unterm Rubinglassturz manchmal nur dieses eintreten —, und manchmal werden die Fühler dabei, man möchte fast sagen, aufwärts geschwungen, denn sie krümmen sich dabei, doch nicht wie eine geschwungene Gerte unter gewisser Durchbiegung nach derjenigen Seite hin, wohin sie sich bewegen, sondern unter entgegengesetzter Biegung, indem nämlich die Augenträgerkuppe mit dem Äuglein voraneilt, der Hauptteil des Fühlerstammes aber etwas langsamer folgt. In anderen Fällen schwenkt der Fühler als Ganzes aufwärts, ohne sich dabei zu biegen. Ein steiles Aufrichten der Augenträger bis zur Senkrechten und mitunter ein darauf folgendes Heben von Kopf und Vorderkörper

sah ich auch manchmal bei Annäherung der Schnecke an einen dunklen Körper, aber doch keineswegs immer in diesem Falle, sogar nur selten.

Abweichend von v. Buddenbrock's Befund und ohne diesen im Gedächtnis zu haben, notierte ich nun bei solchen Versuchen am 15./8. 1917, diese Schattenreaktion bleibe aus nach Amputation des Auges, denn geblendete Tiere krochen bei Beschattung ruhig weiter. Aber auch gerade hieraus ist natürlich zu schließen, daß die Reaktion vermöge der Augen zustande komme, was v. Buddenbrock schon annahm. Dieselbe Feststellung traf ich etwa ein Jahr später einmal bei Versuchen an *Helix (Cepaea, Tachea) hortensis* Müller, und zwar nach dreitägiger Wundverheilung bei den Operierten. Da gibt's gar manches, was das Versuchsergebnis verundeutlicht: jede Schnecke macht auch einmal scheinbar ohne Veranlassung eine Aufbäumebewegung, und manche unter den Geblendeten mag es öfter tun als die Ungeblendeten. Im ganzen blieb es aber bei dem, was einmal festgestellt war, auch als ich 1918 die Aufbäumebewegung bei *Helix variabilis* studierte. Wenn nämlich diese Schnecken nach etwa halbstündigem Arbeiten mit ihnen aufgehört hatten, die Nagel-sche Schattenreaktion zu zeigen, so führten sie nach Beschattung mit einem dunklen Pappstück stets unbedingt die Aufbäumebewegung aus, es unterließen das aber die, welche vor einigen Tagen geblendet worden waren.

Die v. Buddenbrock'sche Schattenreaktion beruht also, wie schon v. Buddenbrock angab, auf den Augen.

3. Phototaxis. Daß *Helix nemoralis, Planorbis corneus* und *Limnaea stagnalis* schwach leucophil sind, hatte schon Graber [1]) gefunden. Willem [2]) fand *Helix aspersa* nebst einer Anzahl *Limax*-Arten und Wasserschnecken leucophob, *Helix nemoralis, pomatia, Succinea putris* und *Limnaea stagnalis* aber leucophil. Dies soll auch für geblendete Tiere gelten, und zwar für die einzelnen Arten in sehr verschiedenem Grade. Beide Autoren haben nach dem Zweikammersystem Graber's gearbeitet, bei welchem eigentlich zwar weniger die Bewegung der Tiere zur Richtung des Lichteinfalles

1) Vitus Graber, Grundlinien zur Erforschung des Licht- und Helligkeitssinnes der Tiere, Prag und Leipzig 1884, 322 S.

2) Victor Willem, La vision chez les Gastropodes pulmonés, in: Arch. Biol., Vol. 11, p. 57—184, 1892. — Derselbe, La vision chez les Gastropodes pulmonés. Note, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 112, 1891, I, p. 247—248.

beobachtet wird als vielmehr ihr schließliches Zur-Ruhe-Kommen entweder im hellen oder im dunklen Teile. Die Frage bleibt offen, inwieweit diese Unterschiedsempfindlichkeit mit eigentlicher Phototaxis zusammenhängen mag. Positive Phototaxis hat P. FRANDSEN[1]) bei *Limax maximus* festgestellt. Neuerdings fand GÜNTHER SCHMID[2]) in mehreren Arten der Gattung *Clausilia* sowie in *Balea perversa* Tiere, die anscheinend deutlicher als die meisten anderen Stylommatophoren auf Licht reagieren — oder gelang bei ihnen nur eine schärfere Feststellung der Bedingungen der verschiedenen „Stimmungen"? Die Tiere wurden durch Trockenheit der Umgebung negativ phototactisch, im Feuchten aber indifferent oder, was *Balea perversa* betrifft, positiv phototactisch.

An den Versuchstieren, an denen ich im Sommer 1915 unter freiem Himmel die Augenträgerreaktion studierte, habe ich niemals irgendwelche Phototaxis bemerkt.

Anders, als ich im Juli 1917 die Versuche von 1915 in einem Zimmer wiederholte, und zwar mit Tieren, die während mehrtägigen Regens gesammelt waren. Da bemerkte man, daß die auf dem Tische in der Mitte des Zimmers, auf dem Fußboden oder am Fensterbrett kriechenden Tiere, *Helix nemoralis*, wenn sich selbst überlassen, ausnahmslos dem geschlossenen Fenster zustrebten, also deutliche positive Phototaxis. Leider nahm mich damals die Prüfung der Fühlerreaktionen dermaßen in Anspruch, daß ich nicht dazu kam, auch geblendete Tiere auf ihre Phototaxis hin zu beobachten.

In der Folgezeit ist es mir trotz oftmaliger Bemühungen, trotz Herstellung von Lichtunterschieden der verschiedensten Stärke zwischen Tageslicht und Dunkelheit, trotz Verwendung der verschiedensten künstlichen Lichtquellen im Dunkeln und Verwendung von schwarzem Tuch zum Auskleiden der Versuchsbehälter, trotz Verwendung von Versuchstieren in verschiedenen Ernährungs- und Wassergehaltszuständen lange Zeit nicht wieder gelungen, eine phototactische Reaktion zu beobachten, weder bei unversehrten noch geblendeten Tieren.

Erst bei der so interessanten *Helix* (*Xerophila*) *variabilis* DRAP.

---

1) P. FRANDSEN, Studies on the reactions of Limax maximus to directive stimulis, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 37, Oct. 1901. Erwähnt nach v. BUDDENBROCK.

2) GÜNTHER SCHMID, Die Lichtflucht der Clausilien, in: Nachrichtsbl. Deutsch. malakozool. Ges., 1917, Heft 1, p. 8—19.

gelang das wieder. Anfangs waren zwar auch bei ihnen meine Eindrücke davon sehr unbestimmt. Eine zahlenmäßige Feststellung aber ergab am 3./9. 1918 abends bei den auf dem Tische kriechenden Schnecken, während der Raum durch eine etwa 10 cm hohe, auf dem Tische stehende Kerze erhellt war, daß diese seit 6 Tagen trocken geruhten Schnecken wenigstens durchschnittlich positiv phototactisch waren; dies war zunächst mein Eindruck, und eine statistische Feststellung bestätigte es insoweit, als von 18 Stück zwar 3 vom Licht wegkrochen und 6 ziemlich genau quer, der Rest aber, 9, ziemlich genau zur Lichtquelle hin. An 6 geblendeten Tieren war eine Vorliebe für die Bewegung nach der Lichtquelle hin nicht zu bemerken.

Etwas beeinträchtigt wurde die Klarheit des Ergebnisses an den Unversehrten durch eine offenbarwerdende Neigung dieser Schnecken, auf das kreide- oder gelblich-weiße Gehäuse einer Artgenossin zu kriechen und sich dann von ihr umhertragen zu lassen — und vielleicht beruht darin die Rolle ihrer Phototaxis im Freileben wenigstens zum Teil. Auch bei folgendem Versuch am 16./9. 1918 kam das zum Ausdruck, diesmal aber das Ergebnis verdeutlichend: die 18 Tiere wurden auf schwarzes Tuch in eine mit schwarzem Eisenblech ausgeschlagene Ofenröhre gelegt, in welche gerade das Fensterlicht horizontal hineinfiel, und durch Anfeuchten aus ihrem Trockenschlaf geweckt. Hierauf wälzten sich die gesamten miteinander verklumpenden Schnecken in Gestalt zeitweilig eines, zeitweilig mehrerer Ballen langsam zum Lichte hin mit Ausnahme von 4 Tieren, die ihre eigenen Wege an den Wänden der Ofenröhre emporgingen. Die 6 Geblendeten gingen ebenfalls ihre eigenen Wege, verhielten sich aber übrigens ziemlich träge und schienen mir einwandfreie Versuchstiere für diese Frage nicht darzustellen.

Nach diesen Beobachtungen ist eine wenn auch selten deutlich zum Ausdruck kommende positive Phototaxis bei den Heliciden nachweisbar gewesen. Daß sie auf den Augen beruht, wurde mir wahrscheinlich, wenn auch nicht gewiß.

Von vornherein wäre ja auch eine auf Hautlichtsinn beruhende Phototaxis nicht undenkbar, Anzeichen einer solchen habe ich aber nicht gewonnen.

Über die Rolle, die die geringen phototactischen Bewegungen unserer Schnecken im Freien spielen, lassen sich folgende Ver-

mutungen im Anschluß an meine Phototaxisstudien von 1910—1913[1]) aussprechen.

Zunächst dürfen wir uns nicht darüber wundern, sondern werden es im Zusammenhang mit meinen früheren Feststellungen über Phototaxis gerade erklärlich finden, daß die Schnecken meist nicht phototactisch reagieren. Fand ich doch, daß die meisten bei ausgewachsenen Tieren eintretenden phototactischen Bewegungen die Bedeutung von Fluchtbewegungen haben, und solche können wir allerdings bei den Schnecken wegen deren Langsamkeit und wegen der Möglichkeit für sie, sich jederzeit ins Gehäuse zurückzuziehen, nicht erwarten.

Es ist aber, wie ich namentlich seit 1911[2]) wiederholt betont habe, nicht jegliche phototactische Bewegung von Tieren ihrer Bedeutung nach einer Fluchtbewegung gleichzusetzen, sondern namentlich bei marinen Evertebratenlarven, die am Meeresgrunde ausschlüpfen, aber im freien Wasser planctonisch leben müssen, ist ihre Phototaxis, die im Gegensatz zu der „Phototaxis als Fluchtbewegung" auch im völlig ungestörten Zustande dauernd besteht, als eine Schwärmbewegung zu deuten, und etwas Ähnliches liegt bei der explosiven Entfaltung der positiven Phototaxis bei Ameisen, die ihren Hochzeitsflug beginnen, vor, ferner bei den ins Zimmer gebrachten *Porthesia*-Raupen, die mit ihrer Phototaxis die Bewegung ausführen, die sie im Freien zu ihrer Nahrung, den knospenden Zweigspitzen, hinführt — um abermals diese einst von LOEB erwähnten Beispiele zu wiederholen. Etwas Ähnliches wie bei diesen Raupen scheint mir auch bei den Schnecken, soweit sie phototactisch reagierten, vorzuliegen, eine Art Schwärmbewegung, wenn auch wegen ihrer Langsamkeit und geringen Geschlossenheit kaum mehr als eine solche und schon mehr als eine Bewegung zur Nahrungssuche zu bezeichnen, welcher Ausdruck in einem verallgemeinerten Sinne natürlich auch bei den Larven mariner Wirbellosen statthaft wäre. Für diese Deutung scheint mir bei den Schnecken namentlich der Umstand zu sprechen, daß ich die verhältnismäßig

---

1) V. FRANZ, Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Physiol., 1913, p. 259—286.

2) Derselbe, Weitere Phototaxisstudien. I. Zur Phototaxis bei Fischen, II. Phototaxis bei marinen Crustaceen, III. Phototaktische Lokomotionsperioden bei Hemimysis, in: Internat. Rev. Hydrobiol., Biol. Suppl. (3), 1911.

ausgeprägteste Phototaxis bei Tacheen gerade bei den Tieren fand, die während längeren Regens gesammelt waren. Ich vermute also, ihre geringe Phototaxis würde sie im Freileben beim Herauskriechen aus den Verstecken und beim Emporkriechen an den Zweigen unterstützen und sie damit ihrer Blätternahrung zuführen. Für *Xerophila* mag, wie schon oben gesagt, hinzukommen, daß diese Tiere gern auf die hellweißen Gehäuse ihrer Artgenossen hinaufkriechen.

Für den, der etwa im Gedächtnis hat, daß einst Hess als seine Ansicht gegenüber der meinigen ausspielen wollte, die phototactischen Bewegungen dienten der Nahrungssuche [1]), erwähne ich ausdrücklich, daß ich mich mit Obigem keineswegs zu der Ansicht von Hess bekenne, denn Hess legte diese Ansicht mit völlig unzureichenden Gründen für diejenigen Bewegungen dar, welche eben phototactische Fluchtbewegungen sind und hinsichtlich ihrer Bedingungen ganz anders dastehen als die phototactischen Schwärmbewegungen.[2])

Ich mache es mir hier nicht zur Aufgabe, die seither noch öfter wiederholten Äußerungen Hess'[3]) über meine Feststellungen und Deutungen phototactischer Bewegungen zu widerlegen. Daß man aber glatte Bestätigungen meiner früheren Darlegungen auch den Schnecken abgewinnen kann, lehrt die oben erwähnte Studie von G. Schmid an den von ihm so verhältnismäßig deutlich phototactisch reagierend gefundenen Clausilien. Der Verfasser hat meine Phototaxisstudien nicht gekannt, seine Ergebnisse aber passen vollendet zu meinen früheren. Wird doch festgestellt, daß bei phototactisch indifferenten Tieren die negative Phototaxis nicht durch veränderte Belichtung, sondern durch veränderte sonstige und zwar in diesem Falle Feuchtigkeitsbedingungen, durch erhöhte Trockenheit der Umgebung geweckt wird, ferner daß die in diesem Falle eintretende Lichtflucht ihre biologische Bedeutung nicht im Aufsuchen des Dunkeln, sondern im Auffinden feuchter Schlupfwinkel hat. „Die Feuchtigkeit selber ist nicht der physiologische Reiz, sie ist aber ökologisches Ziel", mit diesen Worten drückt der Verfasser die auch bei anderen Tieren so oft wiederkehrende, durchaus auf nichtoptischem Gebiete liegende biologische Bedeutung der phototactischen Bewegungen aus, die darum im Falle der Lichtflucht der Clausilien gleichfalls als Fluchtbewegungen gedeutet werden können, besonders gut vergleichbar der negativen Phototaxis von *Ranatra* oder jungen *Cyclopterus* nach Berührung mit Luft, im Falle

1) C. Hess, Untersuchungen für Physiologie des Gesichtssinnes der Fische, in: Ztschr. Biol., Vol. 63, p. 245—274, 1913.

2) V. Franz, Einige biologisch-optische Probleme, ibid., Vol. 64, p. 57—60, 1914.

3) C. Hess, Der Lichtsinn der Krebse, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 174, 1919, p. 268. — Derselbe, Über Gesichtsfeld, Silberglanz und Sehqualitäten der Fische und über die Lichtverteilung im Wasser, in: Zeitschr. Biol., Vol. 70, 1909, p. 10—40.

der positiven Lichtwanderung von *Balea perversa* aber als Schwärmbewegungen im verallgemeinerten Sinne (siehe oben) wie bei Heliciden, und die in jedem Falle, entgegen einer früheren LOEB'schen Auffassung, uns die Frage nach ihrer biologischen Bedeutung vorlegen.

4. Richtungssehen. Übrigens liegt vielleicht auch der Beobachtung v. BUDDENBROCK's, daß die *Helix* vor einem dunklen Gegenstand in weniger als 10 cm Entfernung auswichen, positive Phototaxis zugrunde, oder sie deutet das Vorhandensein von solcher an. Ich hätte mich gar nicht gewundert, wenn ich an meinen positiv phototactischen Schnecken auch das von v. BUDDENBROCK Beschriebene hätte feststellen können. Merkwürdigerweise aber gelang dies bei oftmaligen Versuchen wiederum anfangs lange Zeit gar nicht und zum Schlusse nicht sicher. Am 15./9. 1918 notierte ich nach Versuchen mit *Helix hortensis* „Ausweichreaktion wahrscheinlich, aber nicht gewiß", und weiter kam ich in dieser Frage nicht.

Wenn nun das Stylommatophorenauge nach Beobachtungen von früheren Autoren, wobei auch die Eindrücke, die WILLEM bei schwer nachzuprüfenden Beobachtungen gewann, nicht vergessen sein sollen, und nach meinen eigenen entgegen dem, was YUNG schloß, sehend ist, dann ist doch das Verhalten der im Gelände umherkriechenden Schnecken in einem gewissen Punkte sehr merkwürdig. Von einem sehenden Auge, das auf einem langen, bewegbaren und bis zu einem gewissen Grade biegbaren Augenträger steht, könnte man erwarten, es werde allen Hindernissen, also auch kleinen Stäbchen, Blatteilchen, kleinen Mooswänden und dergleichen, geschickt ausweichen, vielleicht sogar diese sozusagen optisch betasten, das heißt sich einem solchen Hindernis unter Bewegungen und Krümmungen der Augenträger von verschiedenen Seiten nähern. Aber kaum das Geringste davon tritt ein, nur mitunter, wie gesagt, ein Sich-Steilstellen der Augenträger vor dunklen Körpern. WILLEM will mehr beobachtet haben, zum Beispiel das Entdecken eines als neuer Stützpunkt während der Suchbewegung geeigneten Körpers mit den Augen aus etwa 1 cm Entfernung. Wie dem aber auch sein mag, als Regel und als hundertmal wiederkehrendes Geschehen bemerkte ich, daß die Schnecke mit starr vorgestreckten Fühlern geradeaus kriecht, mit der Fühlerkuppe, als ob das Auge blind wäre, an das Hindernis anstößt und dann sofort die Fühlerkuppe und mit ihr die Augen mehr oder weniger tief einzieht, als verfehlten die Augen ihre Aufgabe vollkommen.

Mit der Frage, ob bei diesem Verhalten das Auge wirklich keinerlei Funktion ausübe, beschäftigen sich die folgenden Versuche.

II. Das Zusammenarbeiten von Auge und Augenträger.

1. Wirkung optischer Reize auf die Fühlerkuppe. Über die Bedeutung der Stylommatophorenaugen beim gewöhnlichen Kriechen der Tiere unter häufigem Anstoßen mit der Kuppe des Augenträgers gab mir ein sehr einfacher Versuch willkommene Auskunft, den ich zum ersten Male im August 1915, und zwar unter freiem Himmel, vornahm. Ich stellte dem kriechenden Tier ein Hindernis in den Weg, welches es nicht sehen kann, und zwar eine Scheibe aus blankgeputztem Spiegelglase. Zur Vermeidung von Lichtreflexen am Glas ordnete ich den Versuch möglichst so an, daß die Glasscheibe dem Tier in der Richtung auf das hellste Tageslicht, gegebenenfalls also in Richtung auf die Sonnenstrahlen, im Wege stand.

Dann bemerkte ich folgendes: gegenüber der unsichtbaren Glasscheibe verhalten sich die die Augen tragenden Fühler anders als gegenüber sichtbaren Hindernissen. Zwar werden auch sichtbare Hindernisse, wie Holzstöckchen, grüne Pflanzenteile oder Steine, stets von der Schnecke anscheinend gar nicht gesehen, sondern auch an ihnen stößt sie mit den Fühlern oder anderen Teilen des Kopfes wie blind an, und ehe dies geschehen, macht sie nicht die geringste Ausweichbewegung. Während aber auf das Anstoßen der Fühlerkuppe an einem sichtbaren Körper meist nur eine sehr geringe oder auch gar keine Fortkrümmung, Verkürzung und Einstülpung des Fühlers erfolgt, wird nach Berührung von Glas der Fühler oft stark fortgekrümmt, gleichzeitig meist verhältnismäßig stark verkürzt und stark oder völlig, bis an seine Basis, eingestülpt.

Der Einfachheit halber möge im Folgenden zunächst nur von der Fühler„retraktion“ gesprochen werden, worunter die eigentliche Verkürzung des Fühlers und seine etwaige Einstülpung, die ja auch auf eine Art von Verkürzung hinauskommt, zusammen verstanden werden. Der erwähnte Unterschied nun, die geringe Fühlerretraktion beim Anstoßen an sichtbaren Körpern, die starke Fühlerretraktion beim Anstoß an unsichtbarem Glas, erweckt den Eindruck, daß der Fühler durch das auf seiner Kuppe stehende Auge über den zu erwartenden Wider-

stand vorher unterrichtet wird, oder daß der Lichtreiz, der das Auge trifft, die Fühlerretraktion hemmt.

Nachdem dieser Eindruck durch Beobachtungen an der Weinbergschnecke gewonnen war, durfte nicht unterlassen werden, ihn durch die Statistik der Ergebnisse von mehreren Versuchsreihen zu erhärten, zur objektiven Gewißheit zu machen.

Es ward daher in den folgenden Versuchsreihen, zunächst an *Helix pomatia*, jedesmal genau notiert, um welchen Bruchteil seiner augenblicklichen Länge schätzungsweise der Fühler der kriechenden Schnecke sich verkürzte erstens beim Anstoßen an sichtbaren Körpern, zweitens beim Anstoßen an Glas. Daß die Schätzungen nur einen gewissen Grad von Genauigkeit erreichen können, ist klar, aber ebenso klar ist, daß sie zu brauchbaren Mittelwerten führen.

Als Beispiel gebe ich die Protokolle über die ersten beiden Doppelversuchsreihen, die ich anstellte, hier ausführlich wieder:

Helix pomatia 1.

a) Fühlerretraktionen an sichtbaren Körpern: 0, 0, $^1/_{10}$, 0, 0, $^1/_{20}$, $^1/_{20}$, $^1/_{20}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^4/_5$, 0, $^1/_{10}$; also 13 Einzelversuche, Fühlerretraktion im Mittel: $\frac{2{,}1}{20}$ = rund $^1/_{10}$.

b) Fühlerretraktionen an Glas: $^1/_5$, $^1/_2$, $^1/_2$, $^4/_5$, $^1/_4$, $^3/_4$, 1, $^1/_3$, $^1/_2$, 1, $^1/_2$, 1, $^1/_2$, $^1/_3$, $^1/_2$; 15 Einzelversuche, Fühlerretraktion im Mittel: $\frac{34.1}{60}$ = rund $^1/_2$.

Helix pomatia 2.

a) An Sichtbarem: $^1/_4$, $^1/_6$, $^1/_6$, $^1/_{10}$, $^1/_4$, $^1/_3$, $^1/_{10}$, $^1/_4$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, 0, 0; Mittel: $\frac{8{,}5}{60}$ = rund $^1/_7$.

b) An Glas: $^1/_5$, $^1/_5$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_2$, 1, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_{10}$, $^1/_5$, $^1/_5$, $^1/_2$; Mittel: $\frac{2{,}5}{10}$ = $^1/_4$.

Da es zu ausführlich sein würde, alle Versuchsprotokolle genau wiederzugeben, beschränke ich mich im Folgenden auf die Mitteilung der Ergebnisse, die als abgerundete Mittelwerte herauskamen, nebst Angabe der Zahl der Einzelversuche, aus denen das Mittel gewonnen wurde.

Die Ergebnisse sind für 5 Stück *Helix pomatia*, die beiden eben besprochenen und noch drei weitere, in folgender Tabelle enthalten.

	Fühlerretraktion			
	an Sichtbarem		an Glas	
	Zahl der Einzelversuche	Mittel	Zahl der Einzelversuche	Mittel
Helix pomatia 1	13	1/10	15	1/2
„ 2	15	1/7	14	1/4
„ 3	14	1/4	14	1/2
„ 4	15	1/10	42 (so)	1
„ 5	3	1/12	12	1

Wie diese Versuche zeigen, retrahierte jedes Tier seinen Fühler beim Anstoßen an sichtbaren Körpern um einen durchschnittlich deutlich geringeren Betrag als beim Anstoßen an der Glasscheibe. Die Mittelwerte der Retraktion an Sichtbarem waren, abgerundet, nur 1/12 bis 1/4, dagegen am Glas 1/4 bis 1; das heißt: beim Anstoßen an Glas kommt es sehr oft zur völligen Einziehung des Fühlers.

Hiermit ist zur objektiven Gewißheit gemacht, daß die Sichtbarkeit eines Körpers oder die von ihm ausgehenden Lichtreize auf die Retraktion des an ihn anstoßenden Fühlers hemmend wirken.

Nunmehr einige Einzelheiten.

Wie man sieht, verhielten sich die einzelnen Versuchstiere etwas verschieden. So war z. B. das erzielte Ergebnis am auffälligsten bei *Helix pomatia* 4 und 5, denn hier betrug die Retraktion der Fühler an Sichtbarem durchschnittlich nur 1/12 bis 1/10 seiner Länge, an Glas aber erreichte sie selbst im Mittelwert fast den Betrag 1, das heißt den der völligen Einstülpung des Fühlers; verhältnismäßig wenig beweisend wäre dagegen, für sich genommen, die *Helix pomatia* 2 gewesen, wo der Unterschied nur 1/7 gegen 1/4 betrug. Ja einem sechsten Versuchstier von *Helix pomatia* war offenbar eine besonders starke Sensibilität eigen, denn auch an sichtbaren Körpern neigte es sehr zu starker oder totaler Retraktion der Fühler; von diesem Tiere habe ich leider kein genaues Protokoll aufgenommen, unstreitig ein methodischer Fehler, der jedoch die Gewißheit des allgemeinen Ergebnisses nicht beeinträchtigt, zumal dieses noch durch die weiter unten folgenden Versuchsreihen vielfach bestätigt wird. Solche individuelle Unterschiede im Verhalten der einzelnen Stücke können

uns nach dem in Teil I Mitgeteilten nicht mehr überraschen; auch hier bleibt es dahingestellt, inwieweit es sich etwa um Unterschiede infolge ungleichen Lebensalters oder infolge sonstiger ungleicher Zustände, wie Nahrungs- und Feuchtigkeitssättigung, Temperatur usw., handeln mag.

Sicher aber hängt der Ausfall des Ergebnisses teilweise auch von den sonstigen Berührungsreizen, die den Körper gerade treffen, ab, und zwar nach folgenden Beobachtungen. Schon bevor ich Protokolle aufnahm, fiel mir auf, daß die Tiere im allgemeinen besser den Erwartungen gemäß zu reagieren schienen, wenn man sie lang ausgestreckt auf freier Bahn kriechen ließ, entweder auf glattem Erdboden, in den man dann die Glasscheibe mit ihrer Kante hineindrückte, oder auf einer Holzplatte, in welcher ein Spalt das Aufstellen der Glasscheibe ermöglichte. Unter dieser Bedingung, die denn auch bei vorstehenden Versuchsreihen 3 bis 5 beachtet wurde, ist das Anstoßen an der unsichtbaren Glasscheibe sozusagen für den Fühler etwas Unerwarteteres als in dem gewöhnlichen Schneckenmilieu, welches von allerlei namentlich pflanzlichen Hindernissen durchsetzt zu sein pflegt. Vor allem aber ist gewiß, daß die Schnecke auch am Glase meist nicht mehr mit totaler oder starker Fühlerretraktion reagiert, sobald sie mit etwa 1 qcm oder einem größeren Teil der Fußsohle die Glasscheibe berührt, um an ihr emporzukriechen. Dann fühlt sie wohl das unsichtbare Hindernis schon mit ihrer Sohle, und dessen Fortsetzung nach oben ist dem Fühler nicht mehr unerwartet, oder, objektiver gesagt: allem Anschein nach wirken auch bestimmte Berührungsreize am Körper, sicher an der Fußsohle, hemmend auf die Fühlerretraktion der Schnecke. Hierzu noch ein kleines Versuchsprotokoll, welches die mehrfach beobachtete Bedeutung der Fußsohle erhärtet. Die *Helix pomatia* 1 führte, nachdem ihre Sohle teilweise am Glas haftete, nur noch folgende Fühlerretraktionen beim Anstoßen an der Glasscheibe aus: $^1/_{10}$, $^1/_{20}$, 0, $^1/_4$, $^1/_3$, $^1/_{10}$, 0; Mittel $\frac{7{,}1}{60} = {}^1/_{10}$, also wesentlich geringere als vorher.

Unterschiede bestehen zweifellos auch von Art zu Art, und mit am besten mögen sich diese Versuche mit *Helix pomatia* anstellen lassen, nicht nur deswegen, weil dieses derbe Tier sich besonders leicht durch Begießen mit Wasser zu ausgiebigen und verhältnismäßig geschwinden, freilich immer noch genug Geduld beanspruchenden Kriechbewegungen antreiben läßt. Ein schlagendes Ergebnis

wurde zwar auch noch an einem rotbraunen Stück der großen gehäuselosen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., gewonnen, und zwar konnte man es jederzeit wiederholen und Zuschauern demonstrieren:

Arion empiricorum.

a) An Sichtbarem: $^1/_4$, $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_4$, $^1/_4$, 1, $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_{10}$, $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_{10}$; Mittel $^7/_{20}$, rund $^1/_3$.

b) An Glas: 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, Mittel 1.

Etwas kleinere Schneckenarten dagegen scheinen oft an sichtbaren Hindernissen etwas stärkere und an unsichtbaren etwas schwächere Fühlerretraktionen zu betätigen als *Helix pomatia*, sodaß die erwähnte Hemmung der Fühlerretraktion weniger auffällig wird, ohne indessen unerkennbar zu werden. Worauf das beruhen mag, kann nur vermutungsweise angedeutet werden. Im ganzen etwas zarter organisiert, antworten sie vielleicht im allgemeinen auf Berührungsreize stärker als die größere Weinbergschnecke; daß sie aber auf Berührung an Glas weniger stark reagieren als die *pomatia*, könnte durch eine wahrscheinlich vorhandene Empfindung der Fühlerkuppe für lokale Luftdruckänderungen erklärt werden, welche unmittelbar vor dem Anstoßen der Kuppe an dem eine breite Fläche darstellenden Glashindernis eintritt und die Retraktion teilweise hemmt. Wie dem auch sein mag, ich lasse hier die Versuchsergebnisse von *Helix (Tachea) nemoralis* Müller, *Helix (Fruticicola, Eulota) fruticum* Müller und *Helix (Xerophila) ericetorum* Müller folgen.

	Fühlerretraktion			
	an Sichtbarem		an Glas	
	Zahl der Einzelversuche	Mittel	Zahl der Einzelversuche	Mittel
Helix nemoralis 1	21	$^1/_4$	16	$^1/_3$
„ 2	9	$^1/_3$	20	$^1/_2$
„ 3	15	$^1/_{10}$	15	$^1/_3$
„ 4	7	$^1/_7$	8	1
Helix fruticum 1	13	$^1/_3$	2	$^1/_2$
„ 2	13	$^1/_6$	4	$^1/_2$
Helix ericetorum	15	$^1/_3$	16	$^1/_2$

Es kann nicht so sehr auf die diesen sieben Versuchsreihen vorausgeschickten, etwas hypothetischen Erörterungen ankommen

als auf das klare Ergebnis, daß auch diese Schneckenarten den Fühler beim Anstoßen an Glas im allgemeinen stärker retrahierten als beim Anstoßen an sichtbaren Körpern; waren doch die Mittelwerte der Fühlerretraktion

bei *Helix nemoralis* an Sichtbarem $^1/_6$—$^1/_3$, an Glas dagegen $^1/_3$—1,

bei der trägen *Helix fruticum* an Sichtbarem $^1/_{10}$—$^1/_3$, an Glas dagegen $^1/_2$,

bei der gleichfalls beim Versuch recht träge erschienenen *Helix ericetorum*, bei der das Experiment noch durch das meist recht vorgestreckt gehaltene Köpfchen erschwert wurde, so daß man die Glasscheibe schräg geneigt halten mußte, an Sichtbarem $^1/_3$, an Glas $^1/_2$.

Das Ergebnis hat also bei *Helix nemoralis* fast dieselbe Beweiskraft wie bei dem viel bequemeren Versuchstier *Helix pomatia*, bei den zwei anderen Arten eine an sich geringere, doch steht auch bei ihnen das Resultat noch ganz im Rahmen der vorher gewonnenen.

Am 20./7. 1917 nahm ich in einem Rastquartier in Belgien Gelegenheit, die in Frankreich an der Aisne ausgeführten Versuche an 8 *Helix nemoralis* mit einer einfachen Glasscheibe zu wiederholen. Die Tiere erwiesen sich als sehr verschieden geeignet.

Die Versuchsergebnisse sind folgende:

	Fühlerretraktion			
	an Holz		an Glas	
	Zahl der Einzelversuche	Mittel	Zahl der Einzelversuche	Mittel
Helix nemoralis 5	16	$^1/_5$	7	1
„ 5, einige Minuten später	14	$^1/_{14}$	20	1
Helix nemoralis 6	14	$^1/_7$	19	$^2/_3$
„ 7	10	$^1/_3$	16	$^1/_2$
„ 7, einige Minuten später*)	—	—	13	$^3/_4$
Helix nemoralis 8	14	$^3/_4$	15	$^9/_{10}$
„ 9	11	$\frac{6{,}05}{10}$	15	$\frac{6{,}4}{10}$
„ 10	14	$^1/_3$	25	$^4/_{10}$
„ 11	10	$^1/_2$	10	$^3/_4$
„ 12	40	$^1/_{10}$	30	$^1/_2$

*) Wegen unregelmäßigen Ausfalls der Einzelversuche.

Wie man sieht, arbeiteten die Tiere No. 5—7 und No. 11—12 mit gutem Ergebnis — Mittelwerte an Holz $^1/_{14}$—$^1/_2$, an

Glas $^1/_2$—1 —, so daß jedes Versuchstier für sich sowie alle zusammen das oben Gesagte aufs neue beweisen. Besonders deutlich fiel die eine Versuchsreihe bei *Helix nemoralis* 5 aus: $^1/_{14}$ gegen 1. Wenig Beweiskraft hat dagegen No. 8: $^3/_4$ gegen $^9/_{10}$, und so gut wie gar keine allerdings No. 9 und 10, die an Holz durchschnittlich fast ebenso stark reagierten wie an Glas; aber auch diese Tiere mit zwar unbestimmtem Ergebnis haben ebensowenig wie irgendein anderes etwa ein gegenteiliges Ergebnis geliefert. Ich erspare es mir, das Mittel aus allen Versuchen zusammen auszurechnen, genug, es steht fest, daß der Augenträger beim Anstoßen an sichtbaren Gegenständen stärker retrahiert wird als beim Anstoß an Glas.

1915 ward noch ein Versuch angestellt, um einem möglichen Einwand zu begegnen. Man könnte ja sagen, die harte und glatte Glasscheibe wirke schon mechanisch anders auf die Fühlerkuppe als gewöhnlichere Hindernisse, reize sie stärker und rufe nur dadurch die beobachteten Erscheinungen hervor. Zur Widerlegung dieses an sich unwahrscheinlichen Einwandes kann folgende Feststellung angeführt werden. Es unterbleibt auch an der Glasscheibe die starke Fühlerretraction, und es kommt nur zu einer sehr geringen, wenn man Sorge trägt, daß sie dem Tiere sichtbar gemacht wird. Dies geschah durch Beschmieren mit feuchter Erde, so daß einzelne Körner in Abständen von rund 1—2 mm auf der Scheibe hafteten. Stieß jetzt die Schnecke mit ihrem Fühler an die Glasscheibe in der Nähe von Erdkrümchen, so war sie offenbar durch die eben an ihrer Fühlerkuppe vorbeigezogenen Erdkörnchen photisch vorbereitet, und auch beim Anschlagen ans harte, feste Glas retrahierte sich der Fühler höchstens sehr wenig; dafür als Beleg das folgende Versuchsprotokoll über die Fühlerretraktion an beschmierter Glasscheibe bei dem oben schon als *Helix pomatia* 5 erwähnten Versuchstiere:

$^1/_5$, $^1/_{20}$, $^1/_{10}$, 0, $^1/_{10}$; Mittel rund $^1/_{13}$,

woraus sich also dasselbe Maß Fühlerretraktion ergibt wie an normalen sichtbaren Hindernissen.

2. Hautlichtsinn der Fühlerkuppe oder Augenlichtsinn? Man kann sich nun fragen, ob der damit festgestellte Lichtsinn der Fühlerkuppe auf einer Lichtempfindlichkeit der Fühlerkuppenhaut beruht oder auf dem dort oben sitzenden Auge. Wären die Äuglein der Schnecke bisher nicht bekannt gewesen, so wie

auch zum Beispiel die Augen der Seesterne oder die Stiftchensehzellen des Regenwurmes lange Zeit unbekannt waren, so hätte man aus allen vorstehenden Versuchen auch auf einen Hautlichtsinn der Fühlerkuppe schließen können; wenn aber alsdann einem Forscher die Entdeckung der auf den Fühlerkuppen stehenden Augen gelungen wäre, so würde man von da ab diesen Sehorganen hohe Bedeutung für die Aufnahme der photischen Reize zuschreiben; wie man ja auch für die lichtrecipierende Funktion der Stiftchenzellen des Regenwurmes keinen anderen physiologischen Beweis hat als den, daß diese Zellen am dichtesten in den Hautpartien stehen, welche den stärksten Lichtsinn zeigen.

Wir werden also nach Auffindung der photischen Reizbarkeit der Fühlerkuppe als Lichtreize aufnehmendes Organ in erster Linie das auf der Fühlerkuppe stehende, längst bekannte Auge betrachten, und die Frage „Hautlichtsinn oder Augenlichtsinn?“ kann somit von vornherein eine übermäßige Spitzfindigkeit scheinen.

Nur ein Umstand war es, der mir die Alternative „Hautlichtsinn oder Augenlichtsinn?“ zeitweilig vorlegte, daß nämlich die Fühlerretraktion auch dann gehemmt zu erscheinen pflegt, wenn der Berührungsreiz nicht die Vorderfläche der Fühlerkuppe trifft, auf der das Auge steht, sondern die seitliche Fläche.

Daß aber auch in diesem Falle das Hindernis zuvor durchs Auge wahrgenommen wurde, ist doch wohl überaus wahrscheinlich, zunächst schon deshalb, weil das Auge infolge eines gewissen Hervorragens auf der Fühlerkuppenfläche eine größere Periskopie haben muß, als man zunächst wohl annehmen möchte.

Man kann nämlich bei weit vorgestrecktem Fühler, wenn man die Kuppe scharf im Profil betrachtet, ganz gut das Auge als kleine Hervorragung erkennen (Fig. B a u. b).

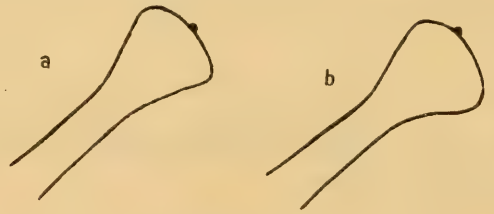


Fig. B.

Fühlerkuppe von *Helix pomatia*, mit vorstehendem Auge.
a von oben gesehen, b von der Seite.

Außerdem ist wohl damit zu rechnen, daß der photische Reiz, der von einem Gegenstande ausgeht, seine Wirkung auf den

Schneckenfühler auch dann nicht verfehlt, wenn er nicht mehr während des Anstoßens der Fühlerkuppe, sondern schon ganz kurze Zeit vorher gewirkt hat.

Wenn das der Fall ist, so liegt bei einer gewissen Periskopie des Schneckenauges kein Grund vor, in jedem Falle, wo nach Anstoß der Fühlerkuppe an ein Hindernis die Retraktion gehemmt bleibt, etwas anderes als das Auge als den wesentlichsten Perceptor des photischen Reizes zu betrachten.

Man könnte nun zur nochmaligen Prüfung der Frage, ob ein Augenlichtsinn oder Hautlichtsinn vorliegt, sich vornehmen, das Auge zu entfernen und nach Verheilung der Wunde vor Neuausbildung der Augen das Verhalten der Schnecke in der oben beschriebenen Weise zu prüfen.

Bei daraufhin gerichteten Versuchen, die zu keinem Abschlusse kamen, lernte ich folgendes:

Es wäre, wenn man auf Regeneration des Fühlers hinaus will, wahrscheinlich verfehlt, die Fühlerkuppe durch einen raschen Scherenschlag abzuschneiden, wie es bei den nicht retraktilen Fühlern der Paludinen (Gattung *Vivipara*) zum Erfolg führt. Denn dann durchschneidet man bei Stylommatophoren den im Fühler frei verlaufenden und offenbar an der Fühlerkuppe inserierenden Rückziehmuskel, dessen Stumpf kontrahiert sich stark und reicht von da ab gar nicht mehr bis in den Augenträger hinein, sondern sein Ende läßt sich unter der Haut am Rücken der Schnecke hinter der Wurzel des Augenträgers erkennen. Dieser Schade könnte wahrscheinlich nicht durch Regeneration gut gemacht werden, bevor auch das Auge sich regeneriert hat. Der seiner Kuppe beraubte Augenträger ist zwar noch immer einer gewissen Retraktion fähig, aber nur einer geringen, keiner handschuhfingerartigen Einstülpung mehr. Er wäre zu den Versuchen nicht mehr zu verwenden.

Dagegen ist es möglich, bloß das Auge fortzunehmen, vielleicht ohne den Retractor ernstlich zu schädigen. Man faßt zu diesem Zwecke den ausgestreckten Augenträger schnell möglichst dicht unter der Kuppe mit einer Pinzette, kann dann an ihm das sich in die Gehäusemündung zurückziehende Tier sogar hochheben und das Auge mit einem spitzen Messer ausstechen. Leider bleibt nun lange Zeit die geschädigte Fühlerkuppe etwas eingestülpt, der Augenträger streckt sich nicht mehr voll aus, und er reagiert sehr stumpfsinnig und ohne deutliche Ergebnisse. Er ist ja stark gereizt, seine Bewegungen sind vermutlich dem Tiere schmerzhaft. Ein Unterschied zwischen seinen Reaktionen gegenüber Glas und Sichtbarem war nicht zu erkennen; dies wäre ja gerade das, was man erwarten muß, wenn der Unterschied auf dem Auge beruht, aber, wie gesagt, die Versuche fallen zu undeutlich aus, um etwas beweisen zu können. Möglich, daß durch Regeneration sich schließlich die Fühlerkuppenhaut schneller wiederherstellen würde als das Auge, dann hätte man einen Augenträger ohne Auge. Aber die Regeneration dauert sicher lange Zeit, und ich konnte mir einen derartig langdauernden Versuch, zumal mit ungewissem Ergebnis, nicht auferlegen, nachdem ich ihn einmal angesetzt hatte mit

dem Erfolge, daß in einer mehrtägigen Abwesenheit von mir die Schnecken — *Helix nemoralis* — fortliefen; zwar wurden sie noch einmal alle wiedergefunden bis auf eine, gerade ein äußerst seltenes Stück mit einer fast feuerroten statt schwarzen Mittelbinde, eine noch unbeschriebene Varietät. Bald aber folgte für mich ein längerer Marsch, ich konnte mich mit meinen operierten Schnecken nicht mehr abgeben. Ebensowenig kam ich bisher dazu, den Versuch zu wiederholen.

Fig. C.
Kopf einer *Helix nemoralis* mit halb eingezogenem rechten Augenträger.

Einmal fand ich auch eine Schnecke, die aus unbekannter Ursache von selber stets den rechten Augenträger halb eingestülpt trug (Fig. C). Für diesen Fühler nahm ich ein Versuchsprotokoll auf:

Retraktionen an Holz $^1/_3$, $^1/_4$, $^1/_3$, $^1/_3$, 0, $^1/_{10}$, $^1/_3$, $^1/_5$, $^1/_5$, $^1/_5$; Mittel rund $1/3$;

an Glas: $^1/_3$, $^1/_3$, 0, 0, 0, 0, $^1/_{10}$, 0, $^1/_{10}$, $^1/_4$; Mittel rund $1/10$.

Dieser Augenträger verhielt sich also gerade umgekehrt, als wenn das Auge auf ihm tätig gewesen wäre; der Versuch scheint also zu besagen, daß ein Lichtsinn der Haut die oben genau besprochenen Erscheinungen nicht hervorrufen kann und daß ferner diese auch nicht etwa darauf beruhen, daß das Glas einen stärkeren Berührungsreiz ausübte als Holz oder Steine.

Ferner bemerkte ich, daß ins Wasser geworfene Landschnecken, die hier zu kriechen anfangen, die Fühlerkuppen der Augenträger stets etwas eingezogen halten, offenbar um sie vor Berührung mit dem Wasser zu schützen, solange sie unter Wasser sind. Möglich, daß jemand an unter Wasser kriechenden Schnecken die Versuche mit Glas und Holz oder anderem Sichtbaren wiederholt. Ich habe dabei entscheidende Ergebnisse nicht erzielt.

Der beste mir gelungene Versuch an Heliciden, den etwaigen Lichtsinn der Haut auszuschalten, ist vielleicht schließlich folgender. Ich beklebte die Glasscheibe mit einem dunklen Papierstreifen so, daß über letzteren nur die Fühlerkuppe hinausragte. Dann reagierte die *Helix nemoralis* No. 6 folgendermaßen:

$^1/_3$, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, $^1/_2$; Mittel rund **1**, also so wie an unsichtbarem Glas, obwohl das dunkle Papier einen etwaigen Schattenreiz, wenn auch nicht gerade auf die Fühlerkuppe, so doch auf den ganzen übrigen Fühler hätte ausüben müssen.

Versuche mit einer augenlosen Schneckenart. Kann man mit geblendeten Schnecken nicht einwandfreie Ergebnisse für unsere Frage erzielen, so erscheint vielleicht die Untersuchung einer von Natur blinden Schneckenart um so lohnender.

Eine von Natur blinde Schneckenart ist die Nadelschnecke, *Caecilioides* (*Caecilianella*) *acicula* (MÜLL.), welche in der Erde an Pflanzenwurzeln lebt. Daher sowie wegen ihrer Kleinheit und Seltenheit ist diese Art nur ganz ausnahmsweise lebend zu haben und stellt selbst als leeres Gehäuse meist ein gesuchtes Objekt für Sammler dar, das man zum Beispiel sehr vereinzelt im Genist ausgeuferter Flüsse findet. In den Schützen-

gräben, genauer gesagt in den Artilleriestellungen und Laufgräben bei Berry-au-Bac, hatte ich 1916 wochenlang Gelegenheit, das vom Spaten angeschnittene Gelände im Querschnitt aus unmittelbarer Nähe bequem zu mustern und fand unter den zahlreichen Schneckenhäusern der Ackerkrume *Xerophila*- und andere Arten, auch öfter solche von *Caecilioides acicula*. Lebend suchte ich diese Schnecke doch lange vergeblich in jenem Gebiete, bis ich sie an Zuckerrüben fand, die ich aus dem Acker zog, und zwar in 2 Exemplaren an 100 Rüben. Sie saßen auf der Oberfläche gesunder Rüben, mit glatt anliegendem nadelförmigen Gehäuse. Das Tier ist weiß, die durch das dünne Gehäuse durchscheinende „Leber", das Hepatopancreas, braungelb. Berührt man das Gehäuse, so fängt das Schneckchen an zu kriechen, wobei es seine Fühler und Taster ausstreckt. Die Fühler sind vielleicht etwas länger als bei anderen Arten und endigen in Kuppen ohne Sehorgane.

Die winzige Kleinheit dieser Schneckenart erschwert allerdings die Beobachtung dermaßen, daß vom Protokollieren von vornherein abgesehen werden mußte. Hinzu kommt, daß das eine der beiden gefundenen Tiere nach seiner Mitnahme in den Unterstand zur Untersuchung überhaupt nicht mehr aus dem Gehäuse hervorkam und auch das andere nach sehr kurzer Zeit „nicht mehr mitmachte", eine Enttäuschung, die auch der verstorbene Prof. SIMROTH, wie er mir erzählte, an lebenden Tieren dieser Art erfahren hat. Zur Beobachtung des Verhaltens gegen Glas erschien es am besten, mit Wasser ein Rübenschnitzelchen an eine Glasscheibe zu kleben und die Schnecke auf der zur Glasfläche rechtwinkligen Rübenfläche kriechen zu lassen, bis Berührung mit dem Glas erfolgt.

Die Beobachtung ergab, daß die Schnecke, wie auch andere Schneckenarten, ihre Fühler nicht selten ohne erkennbaren Anlaß halb oder ganz einzog. An normalen „sichtbaren" Hindernissen mit den Fühlern anstoßend, vollführt sie im Mittel etwa Verkürzung des Fühlers um die Hälfte, mitunter auch eine totale, andrerseits aber auch oftmals nur sehr geringe. Ebenso verhält sich der *acicula*-Fühler gegen Glas, und namentlich das wurde deutlich konstatiert, daß der Fühler an Glas sich einigemal nur minimal verkürzte. Diese Feststellungen, im ganzen etwa 20 Einzelbeobachtungen, zeigen mit einer in Anbetracht des einleuchtenden Ergebnisses genügenden Deutlichkeit, daß

1. die blinde Schnecke sich gegen sichtbare und unsichtbare Hindernisse unterschiedslos verhält,

2. doch nicht so, wie die sehenden Schneckenarten gegen Unsichtbares, sondern wie diese gegen Sichtbares. Hieraus kann man schließen, daß bei sehenden Schnecken der Unterschied im Verhalten gegen Sichtbares und gegen Glas auf dem Sehorgan beruht, und damit ist die Frage beantwortet, um deretwillen die blinde *acicula* in den Bereich der Untersuchungen gezogen wurde;

3. — als spezielle Feststellung zur Physiologie von *acicula* — daß bei dieser blinden Schnecke die Fühlerretraktion auf andere Weise ein- für allemal derart gehemmt erscheint, wie sie es bei anderen Arten erst durch Mitwirkung des Auges werden kann; es ist dies offenbar zweckmäßig für *acicula*, die als unterirdisch lebendes Tier zwar Augen nicht gebrauchen

könnte, aber einer ungestörten Fühlerreaktion bedarf. — Phototaxis wurde bei *acicula* nicht beobachtet.

Nach alledem halte ich die Funktion des Schneckenauges für erwiesen, zumal es aus den schon angegebenen Gründen der Morphologie eine Funktion haben muß und der Verdacht, ein Hautlichtsinn der Fühlerkuppe könnte das Wirksame sein, ja von vornherein eine Spitzfindigkeit erscheint.

Von festen Körpern ausgehende Lichteindrücke, die das Schneckenauge beim Anstoßen oder unmittelbar vorher treffen, hemmen die Retraktion des Augenträgers.

3. Fühler- und Kopfbewegungen der Schnecke. Wir gewinnen noch manche wichtige Ergänzung zu unseren Ergebnissen, wenn wir nun noch die Fühler- und Kopfbewegungen der Schnecke genau betrachten, was bei den engen topographischen Beziehungen zwischen Auge, Fühler und Kopf nahe genug liegt.

Als „Fühler" im weitesten Sinne können bei der Weinbergschnecke und ihren Verwandten dreierlei verschiedene Gebilde betrachtet werden:

1. die großen Fühler oder Augenträger, von denen hier bisher fast allein die Rede war und auf denen die Augen sitzen,
2. die kleinen Fühler, die unterhalb der großen stehen,
3. die unter ihnen befindlichen, nach unten hängenden Kopflappen.

In erster Linie geht uns natürlich das Paar der großen Fühler an; ja über die unter 3. erwähnten Kopflappen brauchen hier weiter gar keine Angaben gemacht zu werden, als daß es sich hierbei um einen paarigen, sehr breiten und kurzen und somit etwa oberlippen- oder schnurrbartartig herabhängenden Tentakel handelt, der zweifellos an manchen Sinnesfunktionen beteiligt sein wird.

Die großen Fühler dagegen lassen eine gewisse Mannigfaltigkeit von Bewegungen erkennen, und zwar:

a) bloße Verkürzung,
b) Einstülpung,
c) Biegungen,
d) Schwenkungen.

a) Über die bloße Verkürzung des Fühlers, die — wir sagten das schon — vor allem auf mechanische Reize hin, manch-

mal auch scheinbar spontan, aber nur in geringstem Maße auf photische Reize hin als sog. Schattenreaktion beobachtet wurde, ist nun hier kein Wort mehr zu verlieren.

b) Bei der Einstülpung des Fühlers sieht man folgendes: die Fühlerkuppe wird nicht ganz geradeswegs basalwärts gezogen, mit anderen Worten: die Einstülpung ist nicht von Anfang an koaxial, sondern die Fühlerkuppe ist ein im wesentlichen ventrales Gebilde, eine knotenförmige terminal-ventral gelegene Verdickung des Hautmuskelschlauches, weshalb im Anfang der Fühlereinstülpung der ventrale Teil der zirkulären Randfalte dicker erscheint als der dorsale und der Einstülpungsritz anfangs die Gestalt einer nach unten offenen Sichel hat; erst wenn die Fühlerkuppe weiter eingezogen ist, so daß sie in dem weiter basalwärts bereits dickeren Fühler sich nicht mehr äußerlich bemerkbar macht, wird jener Ritz gestreckt — er bleibt aber bis zur totalen Einstülpung des Fühlers ein Strich, der die horizontale Lage der ursprünglichen Sichel beibehält, und verkürzt sich nie bis zum Punkte (Fig. D).

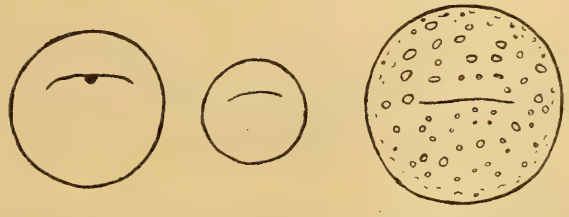


Fig. D. Fühler, von distal gesehen.
a Fühlerkuppen mit Auge, b Fühler nach begonnener Einstülpung, c bei tieferer Einstülpung.

Wie nun Fig. D a zeigt, steht das Auge etwas exzentrisch dorsal auf der Fühlerkuppe, und zwar hart an derjenigen Stelle, die sich bei der Einstülpung zuerst ins Innere hineinzieht und die auch noch bei vollausgestrecktem Fühler eine horizontalliegende, schwach sichelförmige Linie erkennen läßt. Man kann daher sagen, der dorsale Teil des Hautmuskelschlauches an der Fühlerkuppe bildet zugleich eine Art Augenlid für das Auge, oder jedenfalls gerät durch diese Anordnung das Auge bei beginnender Einstülpung, also bei etwaiger mechanischer Reizung des Fühlers, sofort unter schützende Haut, ohne selber irgendwelche Deformationen zu erfahren, so daß also das Auge hiermit gewisse Schutzvorrichtungen erhält.

c) Biegungen oder Krümmungen und d) Schwenkungen des Fühlers, die beide durch Berührungsreize ausgelöst werden, betrachten wir am besten gemeinsam. Was ich unter Biegungen verstehe, ist ohne weiteres klar. Schwenkungen nenne ich die Bewegungen des ganzen Fühlers in seinem Basalteil.

Berührung des Fühlers von unten mit einem dünnen Stäbchen bewirkt, wenn sie in den proximalen 3 Vierteln des Fühlers geschieht, Nieder- oder Zubeugung des Fühlers, im distalen Viertel aber und besonders an der Fühlerkuppe 5 — Aufwärts- oder Fortkrümmung (Fig. E).

Fig. E. Biegungen des Fühlers bei Berührung von unten.
a Berührung proximal, b weiter distal.

Jede solche Zu- und Fortkrümmung des Fühlers wird, wenn sie nur einige Stärke erreicht, von einem Heben des Vorderkörpers, also des Kopfes und des vorderen Fußteils, begleitet.

Wohin diese Bewegungen führen, ist einzusehen. Die Zukrümmung bei Berührung proximal möchte wohl kaum, wie man zuerst meinen könnte, die Fühlerkuppe dem den Berührungsreiz ausübenden Gegenstande näher führen, vielmehr kommt sie im Verein mit der Hebung des Kopfes darauf hinaus, die berührte Stelle selber von dem berührenden Körper hinwegzunehmen. Dasselbe Ziel hat natürlich die Wegkrümmung des Fühlers bei Berührung des distalen Viertels. Die mit diesen Fühlerbewegungen einhergehende Hebung des Körpervorderteils wird natürlich gehemmt, und der Vorderkörper senkt sich wieder, sobald die Fühler durch ihre Bewegungen dem Hindernis ausweichen können; ist dies nicht möglich, so nimmt die Hebung des Vorderteils der Schnecke zu, und dadurch gelangt die Schnecke mit ihrer Fußsohle auf das Hindernis, das heißt sie kriecht auf dieses hinauf und weiterhin darüber hinweg. Tatsäch-

lich kriecht die Schnecke jedesmal, wenn man ein Stäbchen in den Winkel zwischen Fühler und Kopf hält, auf dieses herauf.

Berührung des Fühlers von oben her hat ähnliche, nur abgeschwächte Wirkung auf den Fühler wie Berührung von unten: es erfolgt schwache Zukrümmung bei Berührung etwa in den proximalen vier Fünfteln der Fühlerlänge, Abkrümmung bei Berührung im letzten Fünftel, und alles dies bei nur sehr schwachen Fühlerschwenkungen und zunächst keinen Kopfbewegungen. Das heißt also, das Tier weicht mit den Fühlern dem Hindernis aus und kümmert sich sonst nicht um dieses. Im natürlichen Freileben der Schnecke wird das etwa darauf hinauskommen, daß die Schnecke, wenn einmal mit ihren vorgestreckten Fühlern der Weg frei befunden ist, sich nicht durch ein nachträglich von oben auf den Fühler herabsinkendes Blättchen oder Stengelchen stören läßt. Ist aber der von oben wirkende Berührungsreiz des Fühlers stark genug, um eine gewisse oder starke Retraktion des Fühlers, des Kopfes und des vorderen Fußteiles zur Folge zu haben, dann freilich erfolgt die Wiedervorstreckung des Vorderkörpers stets mit seiner gleichzeitigen Emporhebung; mit anderen Worten: in diesem Falle kommt es wiederum dazu, daß die Schnecke auf das Hindernis hinaufkriecht.

Berührung des Fühlers von außen wirkt wiederum entsprechend ähnlich wie von oben: Zukrümmung bei Reizung der proximalen $^4/_5$, Abkrümmung bei Reizung des distalen Fünftels, und alles dies bei verhältnismäßig starker Abschwenkung des Fühlers in seinem Wurzelteil und, falls hierdurch das Hindernis nicht zu umgehen ist, Fortwendung des Kopfes, überhaupt des Vorderkörpers, so daß das Tier an dem Hindernis seitlich vorbeigeführt wird.

Berührung des Fühlers von innen wirkt endlich in folgender Weise. Reizt man zum Beispiel den linken Fühler an seiner rechten Seite, so erfolgt wiederum Zu- oder Abkrümmung, je nachdem der Ort der Reizung in den proximalen $^4/_5$ oder im distalen $^1/_5$ liegt, ferner zugleich starke Abschwenkung nach links, anfangs ohne Kopfwendung; dann erst wird der Kopf nach rechts gewendet, so daß das Tier im günstigen Falle ohne Fühlereinziehung um das Hindernis herumkriechen kann; wird eine Fühlereinziehung mit nachfolgender Kopfretraktion notwendig, so folgt darauf eine Hebung der linken Kopf- und Vorderkörperhälfte, so daß auch auf diese Weise die Schnecke an dem Hindernis seitlich vorbeigeführt wird.

Bevor wir in der Würdigung der Augenträgerbewegungen fort-

schreiten, seien ein paar Worte den unteren, kurzen Fühlern gewidmet, welche für diese eigentlich den Augen gewidmete Untersuchung keine Bedeutung haben.

Die langen Fühler stehen bei normaler Haltung nahezu in dem gleichen Winkel seitwärts wie schräg nach oben, die kurzen aber laden seitlich weiter aus und hängen zudem tief, möglichst sogar senkrecht, herab, so daß sie, wenn die Schnecke zum Beispiel auf einzelnen Steinchen oder Holzstäbchen kriecht, tiefer als die Sohle des Tieres herabreichen (vgl. Fig. A). Sie haben also eine ganz andere Funktion als die langen Fühler, sie sind ausgesprochene Bodentaster. Der Einstülpungsmechanismus tritt auf stärkere Berührungsreize in Tätigkeit. Auf Berührung von oben, unten und seitwärts folgen dieselben Krümmungen und Schwenkungen der Bodentaster und gegebenenfalls Vorderkörperbewegungen der Schnecke, wie sie deutlicher bei den langen Fühlern erfolgen, nur kommt, wohl infolge seiner Kürze, nie eine ausgesprochene Zukrümmung des Bodentasters zustande.

So dienen also auch die Bodentaster, vor allem aber die langen Fühler, zu denen ich nunmehr zurückkehre, dazu, die Schnecke um Hindernisse herum und über Hindernisse hinwegzuführen. Und zwar ist dies für die langen Fühler die einzige Aufgabe gegenüber Berührungsreizen. Wichtig ist, daß es nie zu einem Abtasten der Hindernisse kommt, sondern die Schnecke stößt — außer wenn rechtzeitig vorher die von v. BUDDENBROCK beschriebene Ausweichsreaktion erfolgt — mit den Fühlern immer wie blind an die Hindernisse an, und gleich darauf folgt das Zurückzucken in der oben beschriebenen Weise, wenn nicht die Reizung stärker war und der Fühler sich stärker retrahiert.

Die Augenträgerbewegungen beim Anstoßen an Glas sind von denen beim Anstoßen an sichtbaren Körpern in keinem Punkte grundsätzlich verschieden, sondern nur graduell in allen Punkten, besonders in der Zusammenziehung und Einstülpung. Der photische Reiz hat also hierbei nur die Wirkung, jede nach Anstoß erfolgende Zurückziehung des Fühlers in hohem Grade, wenn auch oft nicht ganz zu hemmen.

4. Biologische Bedeutung des vom Auge ausgehenden Fühlerhemmungsreflexes. Die biologische Bedeutung dieses Hemmungsreflexes liegt auf der Hand. Unvorhersehbare Berührungsreize, wie sie in der Natur ein plötzlicher kleiner

Wasserguß, ein herabfallender Stein, ein zustoßender Vogel oder ein anfliegendes Kerbtier hervorrufen würden, müssen eine starke Zurückziehung der ganzen Schnecke oder mindestens des Fühlers, wenn diesen die Berührung trifft, zur Folge haben. Daher ist es wichtig, daß der Fühler kleine, nicht plötzlich kommende, weniger störende Hindernisse von stärkeren plötzlichen Einwirkungen unterscheiden kann, und hierzu hat er das Auge. Auf diese Weise stören kleine Hindernisse die Kriechbewegung nicht, sondern lösen nur die zweckmäßigen Reflexe aus, die an den Hindernissen vorbei- oder über sie hinwegführen.

Die geringen Wegkrümmungen und Retraktionen des Fühlers, die auch an sichtbaren Körpern eintreten, mögen dem Schutz der wohl ziemlich empfindlichen Fühlerkuppe und besonders des Auges dienen, dessen Schonungsbedürftigkeit ja auch aus der vorhandenen lidartigen Vorrichtung (S. 195) und aus seiner starken Eingezogenheit, sobald die Schnecke unter Wasser kriecht, hervorgeht.

Biologisch, durch einfache Erwägungen über die Rolle, die dem Sehorgan im natürlichen Leben des Tieres zufällt, läßt es sich nun auch leicht erklären, daß, wie das folgende Versuchsprotokoll zeigt, in einem Falle die Weinbergschnecke an einem, anthropomorph gesprochen, sichtbaren Körper ebenso reagierte wie sonst meist nur an unsichtbarem Glas; das geschah, als ich dem Tiere unter Vermeidung von Lichtreflexen eine ganz schwarze Fläche vorhielt, den Wachstuchdeckel meines Notizbuches. Sobald der Fühler an diesen anstieß, wurde er fast immer total eingestülpt:

Helix pomatia 7.

a) Fühlerretraktion an gewöhnlichen sichtbaren Körpern, vorwiegend an einem weißen Kalkstein: 0, 0, 0, $^1/_{10}$, $^1/_3$, $^1/_{10}$, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, $^1/_5$; Mittel rund $^1/_{10}$;

b) an der schwarzen Wachstuchfläche: 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, $^1/_3$, 1; Mittel $\frac{2{,}8}{3}$ = rund 1.

Dieser Versuch deutet übrigens aufs neue darauf hin, daß die sonst nur am Glas zu beobachtenden starken Fühlerretraktionen nicht etwa auf einem vom Glas ausgehenden besonders starken Berührungsreiz ausgehen.

Eine ganz schwarze Fläche ist offenbar etwas, was dem Tiere im natürlichen Leben kaum begegnen wird; am meisten Ähnlichkeit hat noch der von ihr ausgehende photische Reiz mit dem von einem dunklen, mehr oder weniger schwarzen Erdloche oder einer sonstigen

kleineren Höhle, also mit einer dunkleren Stelle ohne Kriechhindernisse. Mithin wird die schwarze Fläche auf die Schnecke nicht wie ein sichtbares Hindernis wirken, und es ist ganz erklärlich, wenn die Schnecke an ihr ebensolche Fühlerreaktionen ausführt wie vor dem unsichtbaren Hindernis, der Glasscheibe.

Den Hauptinhalt der vorstehenden beiden letzten Kapitel kann man in den Satz zusammenfassen: indem photische Reize, die das Auge treffen, die Fühlerretraktion hemmen, gewährleisten sie die Tastfunktion des Fühlers und deren Rückwirkung auf die Kriechbewegung des Tieres.

Wäre nur diese Funktion des Auges vorhanden, so daß etwa vom Auge aus Reflexbogen nur bis in den Augenträger hinein führten und von diesem aus erst neue in den übrigen Körper, so könnte man in der Tat, ohne der Sprache Gewalt anzutun, mit YUNG sagen, die Schnecke sei blind, indem nämlich ihr ganzer Körper außer dem die Augen tragenden Fühler keine Reize vom Sehorgan empfinge, sondern nur vom Fühler geführt würde wie ein Blinder vom Sehenden. Sollte indessen der Sachverhalt nicht ganz so liegen mit Rücksicht auf die mitunter zu beobachtende Phototaxis und die Feststellungen über Richtungssehen, so sind doch diese letzteren Leistungen des Auges bei den Schnecken sehr gering, und zudem sehr oft gar nicht nachweisbar, und demnach wird das viel prompter funktionierende Zusammenarbeiten von Auge und Fühler wenigstens die Hauptfunktion des Auges darstellen. Diese Auffassung erklärt auch die Kleinheit des Auges: es wäre ein unverhältnismäßig kleines Auge für das ganze Tier, im Verhältnis zum Fühler aber hat das Auge ungefähr die Größe, wie sonst meist Augen im Verhältnis zum ganzen Tier. Unter Einschränkung durch das Wörtchen „fast“ können wir demnach einmal den anschaulichen Ausdruck gebrauchen: die fast blinde Schnecke wird vom sehenden Fühler geführt. Hierbei vergesse ich natürlich auch nicht des vorhandenen Hautlichtsinnes der Schnecke, der ja aber wohl nicht einmal ein Richtungssehen ermöglicht. Kurzum, wenn YUNG ein Sehvermögen des *Helix*-Auges nicht feststellen konnte, so war er hiermit nicht nur in keinem größeren Irrtum als frühere Forscher, die hierin zu viel behauptet hatten, sondern er hat auch am wahren Sachverhalt nicht so ganz vorbeigetroffen, vielmehr entspricht der Organismus der Schnecke seiner Angabe nahezu.

Es liegt auf der Hand, daß dieser Mechanismus in hohem Grade den landlebigen Lungenschnecken zu statten kommt bei ihrer ganzen Organisation und Lebensweise, bei der Ungeschütztheit ihrer Körperhaut, ihren langsamen Bewegungen, der hohen Bedeutung des Tastsinns für diese an Land und dem Nichtbedarf an Augen für die Ernährung und für die Erkennung der Artgenossen. Daher sind die auf Augenträgern stehenden Äuglein auch nur diesen Tieren gegeben.

Was nun die von v. Buddenbrock beschriebene und mit Recht auf den die Augen treffenden Schattenreiz zurückgeführte Aufbäumebewegung betrifft, so dürfte auch bei ihr der vom Auge ausgehende Reiz unmittelbar wesentlich den Fühler erreichen. Manchmal sah man ja die Reaktion auf ihn beschränkt; die dann folgenden Aufbäumebewegungen des Kopfes und Vorderkörpers dürften mehr oder weniger auf dasselbe hinauskommen wie das Heraufkriechen auf Hindernisse, das ich oben beschrieb. Demnach können wir uns das Eintreten der Aufbäumebewegung auf bloßen photischen Reiz hin ableiten von der Umgehung von Hindernissen nach Zusammenwirken von photischer und tactiler Reizung des Fühlers und zwar als denjenigen Spezialfall, in welchem der tactile Reiz und mithin die Fühlerretraktion den Wert Null hat. Daß beim Ausbleiben eines Reizes von zwei gewöhnlich zusammenwirkenden noch derselbe Enderfolg eintritt, wie wenn beide zusammenwirken, ist ja etwas in der Physiologie ganz Gewöhnliches, wenn auch in der Tierphysiologie noch wenig Beachtetes; zum Beispiel jedes Erwecken einer komplizierten instinktiven Reaktion durch einen einfachen künstlichen Reiz gehört hierher. Wenn diese meine Auffassung von der v. Buddenbrock'schen Aufbäumebewegung der Schnecken nur einigermaßen das Richtige trifft, so ist damit nun auch erklärt, warum diese Reaktion auf dem Auge beruhen muß und nichts mit dem Hautlichtsinn zu tun haben kann; kurzum diese vom Auge aus veranlaßte Aufbäumebewegung hängt mit den auf Zusammenarbeiten von Auge und Tastsinn des Fühlers hin eintretenden Bewegungen des Tieres aufs engste zusammen.

Rückblick.

1. Es wird für die Stylommatophoren bestätigt, daß die Nagel'sche Beschattungsreaktion, das plötzliche Zusammenzucken des Tieres, auf dem Hautlichtsinn beruht, wie Nagel angab, ebenso daß die v. Buddenbrock'sche Beschattungsreaktion, die Aufbäumebewegung,

auf den Augen beruht, wie v. Buddenbrock angab. Geringe Phototaxis ist bei Heliciden mitunter zu beobachten. Sie scheint auf dem Auge zu beruhen. Alle diese Reaktionen treten indessen außerordentlich schwankend hinsichtlich ihrer Deutlichkeit, großenteils sogar sehr undeutlich auf und sind oft überhaupt nicht festzustellen.

2. Photische Reize, die bei kriechendem Tier das Auge treffen, während oder kurz bevor die Kuppe des Augenträgers an Körpern anstößt, hemmen die Retraktion des Augenträgers. Denn eine starke Retraktion des Augenträgers tritt meist nur nach seinem Anstoßen an einer dem Tier unsichtbaren Glasscheibe ein. Jene Hemmung der Augenträgerretraktion ermöglicht es dem Augenträger, seiner Tastfunktion obzuliegen, demgemäß geeignete Körperbewegungen der Schnecke einzuleiten und damit das Tier an Hindernissen vorbeizuführen.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über den Einfluß des Untergrundes auf das Gedeihen des Rehes.

Von

Prof. Dr. **Richard Hesse** in Bonn.

Die Abhängigkeit vieler Tiere von der physikalischen Beschaffenheit des Untergrundes, auf dem sie leben, ist eine bekannte Tatsache. Sowohl bei Wasser- wie bei Lufttieren finden wir bestimmte Formen auf harten, felsigen, andere auf nachgiebigen, sandigen oder schlammigen Boden beschränkt und in ihren Bauverhältnissen den Erfordernissen dieses Untergrundes angepaßt. So ändert sich, um nur ein Beispiel herauszugreifen, bei den Huftieren mit dem Untergrund auch die Beschaffenheit der Hufe: auf harten Boden sind die Einhufer angewiesen, während weicher Boden in der Hauptsache solchen Paarhufern zugänglich ist, deren Zehen durch Spreizung eine breite Sohle herstellen können, die ein tiefes Einsinken verhindert, wie bei Elch und Okapi. In dem leicht bearbeitbaren Sand und Löß wohnen Grab- und Höhlentiere ganz verschiedener Herkunft, die alle mit Grabwerkzeugen irgendwelcher Art zur Herstellung von Gängen und Röhren ausgerüstet sind.

Dagegen ist von einem Zusammenhang der chemischen Zusammensetzung des Untergrundes mit der Beschaffenheit seiner tierischen Bewohner nicht viel Sicheres bekannt. An Stellen, wo der Boden Kochsalz in reichlicher Menge enthält, trifft man besondere Käferarten aus den Carabiden-Gattungen *Pogonus* und *Dichirotrichus*, die sogenannten Salzkäfer, die sich ebenso am Ufer der

Mansfelder Seen und an den Salzquellen von Artern, am Neusiedler See in Ungarn und an den Salinen von Capodistria vorfinden. Das Kamel erscheint durch seine Gebundenheit an Salzpflanzen für sein Freileben auf Gebiete beschränkt, wo diese vorkommen, wo also Kochsalz im Boden reichlich vorhanden ist (Lehmann, p. 23). Vor allem ist die Abhängigkeit der Landschnecken von dem Kalkgehalt des Bodens vielfach erörtert worden. Kalkreicher Untergrund erscheint für die Entwicklung eines reichen Schneckenlebens sehr förderlich, und auf Schiefer- und Sandsteinunterlage sind Gehäuseschnecken sowohl nach Art- wie nach Stückzahl im allgemeinen weit spärlicher vorhanden. Mitten im kalkarmen Gebiet finden sich an Burgruinen geradezu Schneckenoasen, z. B. im Taunus (Kobelt); der Mörtel des Mauerwerks bietet ihnen die Möglichkeit, ihr Kalkbedürfnis zu befriedigen. Neuerdings ist zwar durch Geyer in Abrede gestellt, daß es der Kalkreichtum an sich ist, der in Jura- und Muschelkalkgegenden das Schneckenleben begünstigt; Geyer nimmt vielmehr an, daß es nur die physikalischen Verhältnisse des Kalkbodens sind, die den Schnecken zusagen: größere Wärme, Reichtum an Schlupfwinkeln durch Spaltenbildung im Boden, Förderung des Pflanzenwachstums durch die Verwitterungserzeugnisse des Bodens und damit Schutz vor Sonne und Wind. Diese Zusammenhänge bestehen zweifellos; aber damit ist nicht bewiesen, daß nicht die Anwesenheit des Kalkes als solcher den Schnecken förderlich ist. Vor allem erscheint es sehr einleuchtend, daß solche Schnecken, die als kalkstete bezeichnet werden und sich nur auf Kalkuntergrund finden, wohl auch von der chemischen Beschaffenheit des Bodens abhängig sind. Es wäre wünschenswert, daß einmal durch Gewichtsuntersuchungen entschieden würde, ob Kalkboden wirklich auch das Gedeihen der Schnecken fördert; dabei würde sich auch herausstellen, ob der Kalk den Schnecken nur für den Bau ihres Hauses, die Bildung des Liebespfeils, die Durchsetzung der Eischalen notwendig ist oder ob auch ihr Wachstum im allgemeinen dadurch begünstigt wird.

Wie die Schnecken sind auch die Wirbeltiere unter den Lufttieren Kalkzehrer; wie jene für ihr Gehäuse, so brauchen sie den Kalk zum Aufbau ihres Knochengerüsts und ihrer Zähne, gegebenenfalls ihrer Geweihe. Deshalb ist es nicht von der Hand zu weisen, daß auch hier die Grundlage für einen solchen Zusammenhang gegeben wäre. So ist denn auch schon mehrfach für Wirbeltiere, und

zwar für Säuger, ein Einfluß des Kalkgehalts im Boden für ihr Gedeihen behauptet worden.

So schreibt J. A. Allen (1877): „Was Säuger angeht, so zeigen Maße großer Reihen von Schädeln von Nerzen, Mardern, Eichhörnchen und anderen heimischen Arten, daß die Vertreter dieser Arten im nördlichen Neu-England und im nordöstlichen New-York kleiner sind als die Vertreter derselben Arten in den Kalkgebieten Pennsylvaniens und der Staaten weiter nach Westen, und dasselbe gilt für die verschiedenen Sorten Rindvieh. Das steht im Gegensatz zu dem Gesetz von der Größenzunahme nach Süden hin, das anderswo und im allgemeinen für diese gleichen Arten zutrifft, und scheint in deutlichem Zusammenhange mit der geologischen Beschaffenheit des Landes an diesen Orten zu stehen: geringe Größe, im Gegensatz zu einem allgemeingiltigen Gesetz, verbreitet über nördliche kalkärmere Gebiete, und bedeutende Größe weiter südlich, wo der Untergrund Kalk ist“ (S. 396 f.). Eine genauere Veröffentlichung der erwähnten Schädelmessungen habe ich nicht finden können.

Forstmeister Lanz (1916, p. 969) sagt über das Rot- und Rehwild in Württemberg: „Hinsichtlich seiner Körperstärke und Geweihbildungen lassen sich in einigen Landesteilen wesentliche Unterschiede feststellen, die mit der geologischen Formation im Zusammenhang stehen. Jura, Muschelkalk und Diluvium erzeugen stärkeren Körperbau und bessere Geweihe.“

F. v. Gagern (1918) berichtet über die Böcke des Uskoken-Gebirges an der Grenze von Krain gegen Kroatien: „Ich bin überzeugt, daß es der Kalk jenes Gebirges war, der zur Schnellwüchsigkeit und Ausstattung der Gehörne entscheidend beitrug.“ Ähnliche gelegentliche Äußerungen finden sich noch öfter, besonders in Jagdzeitschriften verstreut. Aber eine genauere Begründung dafür mit Zahlenangaben ist mir nirgends begegnet.

Dagegen unternimmt es C. Röse (1908) in seiner fesselnden Schrift „Erdsalzarmut und Entartung“, für den Menschen die Abhängigkeit einer gedeihlichen Entwicklung von dem größeren oder geringeren Kalkgehalt des Trinkwassers unter Zugrundelegung eines sehr reichen, durch umfassende eigene Untersuchungen ermittelten Zahlenmaterials zu beweisen. Röse hat das Gebiß von 87 617 Schulkindern in 164 Ortschaften untersucht und ist dabei zu dem Ergebnis gekommen, daß die Güte der Zähne in direktem Verhältnis zur Härte des Trinkwassers steht. Aus seinen sehr reichen Zahlen-

belegen sei hier die abschließende Zusammenstellung (p. 30) im Auszug wiedergegeben:

1. Durchschnittliche Gesamthärte des Trinkwassers in deutschen Graden	2. Zahl der untersuchten Ortschaften	3. Zahl der untersuchten Kinder	4. Durchschnittszahl der erkrankten Zähne	5. Verhältniszahl der ganz gesunden Gebisse
				%
unter 2	15	5185	9,1	1,3
2—4,9	21	5092	8,3	3,4
5—9,9	22	3875	7,4	4,3
10—14,9	21	3214	6,9	6,5
15—19,9	18	3240	6,6	6,4
20—24,9	19	3513	5,9	9,8
25—29,9	17	2632	4,7	14,5
30—37,9	11	2004	4,2	17,9
über 38	14	2833	3,8	20,2

Die Spalten 4 und 5 zeigen mit dem zunehmenden Kalkgehalt des Wassers für die Durchschnittszahl der erkrankten Zähne eine so regelmäßige Abnahme, für die Zahl der völlig gesunden Gebisse eine so beständige und starke Zunahme, daß man sich ihrer beweisenden Kraft nicht entziehen kann. Weiter zeigt RÖSE durch Untersuchung Musterungspflichtiger, daß auch hier der Satz gilt: je härter das Trinkwasser, um so besser die Zähne. Doch für die uns hier beschäftigenden Fragen ist es wichtig, daß RÖSE nicht bei der Untersuchung der Zähne stehen bleibt. „Die Zähne sind in gewisser Hinsicht der Spiegel des menschlichen Körpers oder das Wasserstandsrohr am Dampfkessel des Organismus.“ Er untersucht die Beziehungen zwischen dem Kalkgehalt des Trinkwassers und der Beschaffenheit des Speichels bei 153 13jährigen Kindern und findet, daß in Ortschaften mit hartem Trinkwasser (und guten Zähnen) die durchschnittliche Menge und Alkaleszenz des Speichels größer ist als in Ortschaften mit weicherem Trinkwasser (p. 53f.). Ferner stellt er die Verhältniszahlen der Heerestauglichen unter den Musterungspflichtigen für die Aushebungsbezirke des Königreichs Württemberg, des Königreichs Sachsen und anderer Teile des Reiches zusammen und findet: je härter das Trinkwasser, um so höher die Tauglichkeit für den Heeresdienst. Ebenso glaubt er einen Zusammenhang zwischen der Härte des Trinkwassers und der Stillungsfähigkeit der Mütter nachweisen zu können. Schließlich stellt RÖSE fest, daß Kalkarmut des Trinkwassers imstande ist, das Auftreten der Rachitis zu begünstigen; so ist z. B. in der Stadt

Gotha mit kalkarmem Trinkwasser Zahnrachitis $2^1/_2$mal so häufig wie in den kalkreicheren Vororten, und ähnlich liegen die Verhältnisse in Nordhausen (p. 126).

Röse's Untersuchungen sind ein wichtiger Beitrag zu der tiergeographischen Frage nach der Abhängigkeit der Lebewesen von der chemischen Beschaffenheit des Untergrundes. Aber naturgemäß kann sich diese Abhängigkeit beim Menschen viel weniger deutlich zeigen als bei den Tieren. Abgesehen vom Trinkwasser ist es ja die pflanzliche Nahrung, die beim Tier, insonderheit bei dem pflanzenfressenden Säuger, den Zusammenhang mit dem Untergrund vermittelt; mit ihr wird die Hauptmasse der Salze aufgenommen, die dem Tierkörper zugeführt werden. Ja für manche Säuger ist die Pflanzennahrung die einzige Quelle für die Salzaufnahme, da sie kein Wasser trinken, sondern ihr Flüssigkeitsbedürfnis aus der Pflanzennahrung bestreiten, wie manche Antilopen und wie auch das Reh z. B. an manchen Orten der schwäbischen Alb, wo während des Sommers weder fließendes nach stehendes Wasser vorhanden ist. Die menschliche Nahrung aber ist in vielen Fällen gar nicht an dem Orte gewachsen, wo sie verbraucht wird, sondern von auswärts zugeführt, oft von weit entlegenen Stellen. Und auch da, wo der Mensch seine Bedürfnisse vom eigenen Acker erntet, sind die natürlichen Bodenverhältnisse durch Düngung verändert und besonders bei kalkarmem Boden durch Kalkzufuhr günstiger gemacht. Der Mensch gestaltet sich seinen Untergrund nach seinen Bedürfnissen. Das gilt auch im allgemeinen für die Haustiere, die Heu und Futterrüben von gedüngten Äckern bekommen und deren Weiden gedüngt werden. Für sie hat die wissenschaftliche Viehzucht mit Sicherheit nachgewiesen, daß Verbesserung des Bodens durch Düngung eine unmittelbare Einwirkung auf das darauf gezogene Weidevieh hat, daß also „der Tierkörper ein Produkt der Scholle" ist (Cornelius).

Viel günstiger sind für eine solche Untersuchung tiergeographischer Beziehungen wildlebende Tiere, und natürlich Pflanzenfresser. Für den Pflanzenfresser gilt, wie für die Pflanze, das Liebig'sche Gesetz vom Minimum: die Verwertungsmöglichkeit der aufgenommenen Nahrungsbestandteile für den Aufbau des Körpers hängt von der Menge desjenigen Stoffes ab, der am wenigsten vorhanden ist, und kann nur im entsprechenden Verhältnis zur Menge dieses Minimum-Bestandteils im Körper verarbeitet werden. Raubtiere dagegen finden die Stoffe, deren sie bedürfen, schon gesammelt und in den entsprechenden Mengenverhältnissen verbunden in ihren

Beutetieren vor, die ihrerseits erst wieder durch Vermittlung ihrer Nahrungspflanzen mit dem Untergrunde zusammenhängen.

So erscheinen denn Tiere wie Reh und Hirsch als besonders geeignete Grundlagen für eine solche Untersuchung. In den Akten der Forstverwaltungen sind von vielen Jahren her die Gewichte des abgeschossenen Wildes aufgezeichnet. Viele Gewichtsangaben von Rehen und Hirschen werden alljährlich in den Jagdzeitungen veröffentlicht. All diese Zahlen können als Grundlage dienen, um das Gedeihen des Wildes in einer bestimmten Gegend danach zu beurteilen und um verschiedene Gegenden daraufhin miteinander zu vergleichen.

Freilich liegen die Verhältnisse nicht so ganz einfach. Der Untersucher muß mit einer großen Anzahl von Fehlerquellen rechnen und muß darauf bedacht sein, diese auszuschalten, um zu einwandfreien Ergebnissen zu kommen.

Zunächst ist die Größe von Reh- und Rotwild sicher nicht ausschließlich durch die chemische Beschaffenheit des Untergrundes bedingt. Eine wichtige Rolle spielt dabei das Klima.

C. Bergmann (1848) war wohl der Erste, der darauf hinwies, daß die Größe (die Masse, das Gewicht) gleichwarmer (homöothermer) Tiere innerhalb enger Verwandtschaftskreise (Untergattung, Gattung) mit rauherem Klima zunimmt. Er ging dabei aus von allgemeinen Überlegungen über den Wärmehaushalt der Tiere und betrachtete das Verhältnis der Wärmeabgabe zur Wärmeerzeugung. Sehr wichtig für die Bemessung der Wärmeabgabe bei gleichwarmen Tieren ist die Größe der Oberfläche eines Tieres; Zunahme der Oberfläche vermehrt, unter sonst gleichen Bedingungen, die Wärmeableitung. Die Wärmeerzeugung kann für eine bestimmte Masse tierischer Substanz zwar schwanken, aber doch innerhalb nicht zu weiter Grenzen, so daß im allgemeinen eine größere Körpermasse auch eine reichlichere Wärmemenge liefert. Nun nimmt mit zunehmender Körpergröße eines Tieres die Masse (und damit die Wärmeerzeugung) viel schneller zu als die Oberfläche (und damit die Wärmeableitung). Je mehr also durch sonstige Umstände, z. B. das Klima, die Wärmeableitung beschränkt, die Wärmebildung erhöht ist, um so kleiner muß das Tier sein, um im Wärmegleichgewicht zu bleiben, je mehr das Gegenteil der Fall ist, um so größer muß es sein (p. 31). Mit anderen Worten: unter sonst gleichen Bedingungen ist geringere Körpergröße bei höherer Temperatur, bedeutendere bei niederer Temperatur von Vorteil für die Regulierung der Eigenwärme. Wenn

sich nun 2 Tierarten fänden, die durchaus nur in Hinsicht auf ihre Größe voneinander verschieden wären, so müßte das Vorkommen dieser beiden Arten relativ bestimmt sein durch ihre Größe: die kleinere Art müßte ein wärmeres, die größere ein kälteres Klima fordern (p. 46). Bergmann macht nun den Versuch, den Ausdruck dieses Gesetzes in der Natur dadurch zu finden, daß er die Arten europäischer Vogelgattungen der Größe nach anordnet und vergleicht, ob in der Tat die größeren Arten in kälteren, die kleineren in weniger kalten Gegenden leben. Da Bergmann die in Betracht kommenden Tierformen nicht durch eigene Untersuchung kannte und auf die nicht immer bestimmten Angaben der Literatur angewiesen war und da überdies damals die systematische Trennung der Arten und Unterarten, besonders die Abtrennung geographischer Rassen noch nicht mit solcher Schärfe durchgeführt worden war, wie das später geschehen ist, konnte diese Sammlung von Beispielen nur lückenhaft ausfallen. Immerhin fand er in vielen Fällen eine Bestätigung seiner Annahmen, wenn auch Ausnahmen nicht fehlten.

Auf anderem Wege kam 30 Jahre später J. A. Allen (1876), ohne Kenntnis der Untersuchungen und Erwägungen Bergmann's zur selbständigen Entdeckung der von diesem aufgestellten Verbreitungsregel. Allen hatte als Zoologe, der sich mit der Systematik der amerikanischen Säuger eingehend beschäftigt hatte, einen weiteren Überblick über das Tatsachenmaterial als Bergmann. Dies, und die in der Zwischenzeit gemachten Fortschritte der Systematik, setzten ihn in den Stand, für die von Bergmann postulierte Regel erst eigentlich die genaue Bestätigung zu geben; das physiologische Verständnis für diese Gesetzmäßigkeiten blieb ihm verschlossen. Die Untersuchung der geographischen Unterarten der Säuger und Vögel Nordamerikas führte Allen zu der Wahrnehmung, daß sie im allgemeinen nach Norden an Größe zunehmen; das gilt nicht allein für die Einzeltiere innerhalb einer Art, sondern es sind im allgemeinen auch die größten Arten innerhalb einer Gattung und Familie nördlich. Von dieser Regel findet Allen eine Anzahl Ausnahmen, besonders unter den Säugern, z. B. die Waschbären und die Katzenarten (Puma und Ozelot) Amerikas. Die Erklärung, die er dafür gibt, ist folgende: die Größenzunahme schreitet fast regelmäßig fort in der Richtung auf die Gegend, wo der Typus oder die Gruppe, zu der die Art gehört, ihre größte zahlenmäßige Entwicklung hat. Die Vertreter einer Art nehmen also an Größe zu gegen ihren wahrscheinlichen Verbreitungsmittelpunkt, der in den meisten Fällen

zweifellos auch ihr Ausgangspunkt (Entstehungsmittelpunkt) ist. Die Bestimmung des Verbreitungs- und Entstehungsmittelpunktes ist aber eine schwankende, hypothetische, und wenn Allen diese weiterhin zugleich kennzeichnet als die Gegend, „wo die Arten ihre bedeutendste Größe erreichen und auch am meisten spezialisiert sind“ (p. 378), so dreht er sich mit seiner Erklärung im Kreise herum. Mit der Einführung eines historischen Begriffes, des Entstehungsmittelpunktes, fällt er aus seiner sonstigen Begründung der Unterschiede auf physische Bedingungen heraus. Viel einleuchtender klingt es, wenn er später (p. 399) sagt: „Die Größenabnahme nach der nördlichen wie nach der südlichen Grenze des Wohnorts einer gegebenen Art oder Gattung . . . zeigt weiter, daß die Größe mit den wechselnden Bedingungen des Wohnorts wechselt und ihren Höchstbetrag nur dort erreicht, wo die Bedingungen für das Leben der Art am günstigsten sind“ — was für ihn wahrscheinlich mit dem „Verbreitungsmittelpunkt“ zusammenfällt. Hätte Allen die Bergmann'sche Erklärung gekannt, daß für ein gleichwarmes Tier in kalten Gegenden bedeutendere Körpergröße von Vorteil ist, weil damit die wärmeabgebende Oberfläche vergleichsweise vermindert wird, so hätte er damit gleichzeitig den Schlüssel für eine andere von ihm erkannte Regelmäßigkeit gehabt, daß bei Säugern die Größe der Anhänge, besonders der Ohren (und des Schwanzes, wie ich hinzufüge) nach Süden zunimmt; die Größenabnahme dieser Anhänge nach Norden zu bedeutet eben auch eine Verminderung der wärmeabgebenden Oberfläche. Allen's Erklärung, daß die Größenabnahme mit Entfernung vom Verbreitungsmittelpunkte einhergehe, dürfte z. B. Anerkennung finden für *Somateria mollissima*, bei der die spitzbergischen und grönländischen Stücke kleiner sind als die norwegischen, dänischen und deutschen. Bei den amerikanischen Luchsen, die trotz weiter Verbreitung keine ausgesprochenen Größenschwankungen zeigen, findet Allen selbst seine Annahme nicht zutreffend. Die Ausnahmen von der Bergmann'schen Regel der Größenzunahme bei gleichwarmen Tieren unter dem Einfluß des kälteren Klimas können mannigfache Begründungen haben, bei jeder Art wieder besondere; die Änderung der Größe ist eben nur eines von den mannigfaltigen Mitteln, durch die eine Regelung des Wärmehaushalts erreicht wird, freilich ein sehr oft angewendetes. Sicher ist, daß in sehr vielen Fällen die Bergmann'sche Regel zutrifft.

Das ist neuerdings aufs neue bekräftigt durch die Arbeiten von Klatt, v. Boetticher und Stresemann. Klatt (1913) hat für die

Schakale von Erythräa die Größenzunahme vom heißen Tiefland zum kühleren Hochland durch Ermittlung der Körpergewichte in viel einwandfreierer Weise bewiesen, als es durch die Maße allein möglich ist. H. v. Boetticher (1915) hat für viele Säuger und Vögel des paläarktischen Gebiets die Größenverhältnisse im Zusammenhang mit dem Klima des Wohnorts nachgeprüft und vor allem auch betont, daß die Höhlenbewohner und Winterschläfer unter den Säugern und die Zugvögel unter den Vögeln dem Einfluß des Klimas teilweise entzogen sind, vor allen dem Minimum der Temperatur ihres Wohnorts nicht ausgesetzt sind und daß sie deshalb nicht unter die Bergmann'sche Regel zu fallen brauchen. Stresemann (1916) fand die Regel in weitgehendem Maße für die Gruppe des *Corvus coronoides* bestätigt.

Bei Reh und Hirsch finden wir sehr wechselnde Größenverhältnisse, und eine Übersicht zeigt, daß in Eurasien im allgemeinen die Größe von Westen nach Osten zunimmt, um ganz im fernen Osten wieder abzunehmen. Die Richtung dieser Größenzunahme fällt zusammen mit der Zunahme des Temperaturminimums; sie verläuft etwa senkrecht zu der Richtung der Januarisothermen. Ehe ich dafür die mir vorliegenden Zahlenangaben mitteile, seien einige Worte über die verwendeten Gewichte gesagt.

Die in Jägerkreisen allgemein gebräuchliche Gewichtsangabe ist das sogenannte Wildbretgewicht oder Verkaufsgewicht, das Gewicht ohne „Aufbruch" und Gehörn bzw. Geweih, also nach Entfernen des Hodens, Penis und aller Eingeweide sowie nach Auskühlen und Ausbluten des Stückes Wild. Die sachgemäße Ausführung des Aufbrechens sichert somit gut vergleichbare Gewichte, die unabhängig sind von dem jeweiligen Füllungszustand von Darm und Blase. Da der Aufbruch einen bestimmten, durchschnittlich gleichbleibenden Bruchteil des ganzen Tieres ausmacht (nach v. Raësfeld etwa $^1/_4$, in der Feistzeit $^1/_5$ des Gesamtgewichts), läßt sich daraus leicht die annähernde Größe des Lebendgewichtes ermitteln; doch für unsere Zwecke ist das überflüssig. Voraussetzung für die Brauchbarkeit der Angaben ist natürlich, daß das Gewicht richtig ermittelt worden ist; das ist leider nicht immer sicher. Zuweilen haben wir es bei den Gewichtsangaben in den Jagdzeitungen wohl auch nur mit Schätzungen zu tun. „Es wäre sehr zu wünschen, daß zur Vermeidung von irrtümlichen Auffassungen Angaben über Gewicht des Rehwilds von Laien und sogenannten Jägern, die in ihrem Leben noch kein Reh aufgebrochen und gewogen haben, in der Fachpresse

fehlten.... Solche sogenannten Jäger machen auch meistens die verblüffenden Gewichtsangaben" (Pfannkuchen).

Nun ist aber das Gewicht bei Reh und Hirsch sehr wechselnd. Natürlich ist es bei den verschiedenen Altersstufen sehr verschieden. Auch solche Böcke und Hirsche, die als „jagdbar" bezeichnet werden, schwanken mit ihrem Gewicht noch in weitem Spielraum. Ändert sich doch bei dem gleichen erwachsenen Stück das Gewicht nicht unwesentlich mit der Jahreszeit. „Ein Sommerbock, namentlich nach hartem Winter, ist oft 5 Pfund und mehr leichter als ein Herbstbock in Mastjahren, wozu der Gewichtsunterschied der Sommer- und Winterdecke auch noch beiträgt (Pfannkuchen). Genaue Angaben darüber finden sich bei v. Raësfeld (1906, 1911).

Wie soll da das Gewicht ermittelt werden, das man für eine bestimmte Gegend als normal bezeichnen will und ohne Fehler zu Vergleichungen verwenden kann? Darin liegt zweifellos eine große Schwierigkeit. Ich habe im allgemeinen zweierlei Wege eingeschlagen, um zu einigermaßen vergleichbaren Zahlen zu kommen.

Wenn für Untersuchungen Gewichtsangaben über das gesamte im Laufe einer Reihe von Jahren in einem bestimmten Gebiet abgeschossene Wild vorliegen, so ist es naheliegend, davon den Durchschnitt zu nehmen. Freilich zeigt dieses Verfahren nicht einwandfrei die „Leistungsfähigkeit" des Gebiets, sondern nur die tatsächliche Leistung bei einer bestimmten Handhabung des Abschusses, und mit anderer Art des Abschusses kann sich die Zahl beträchtlich ändern. Denn der Abschuß kann in sehr verschiedener Weise gehandhabt werden. Wenn in einem Revier die Jagd sportlich gepflegt worden ist, wenn die „Hege mit der Büchse" planmäßig durchgeführt wurde, dadurch daß geringe, kümmernde Böcke und Ricken rechtzeitig abgeschossen wurden, dann ist ein lebenskräftiger, starker Stamm erreicht worden mit guter Gehörnbildung, und das Gesamtgewicht des Abschusses wird sich höher stellen als dort, wo der Jagdpflege weniger Sorgfalt zugewendet wurde. Freilich müssen in der Übergangszeit bei einer solchen zielbewußt gepflegten Jagd zunächst zahlreiche Stücke mit geringem Gewicht anfallen, das Durchschnittsgewicht also niedrig sein. Die Möglichkeit einer guten jagdlichen Pflege hängt aber durchaus von den Umständen ab, von der Lage des Reviers zu den Nachbarn, von der Gestalt seiner Grenzen, von der Jagdausübung in der Nachbarschaft. Ein Beispiel dafür möge genügen: „Vom Jahre 1889—1897 waren zu den Staatswaldungen der Forstbezirke Nürtingen, die aus einer größeren Zahl von 20—280 ha

großen Distrikten bestehen, auch die zwischenliegenden Gemeindemarkungen zugepachtet. So waren die Grenzen der Staatsjagd gegen schußneidige Angrenzer geschützt, die Jagd konnte unter günstigen Bedingungen weidmännisch ausgeübt werden. Nachdem die Zupachtungen nicht mehr gestattet waren, traten die fiskalischen Rücksichten in den Vordergrund. Es ist ganz auffallend, wie der verhältnismäßig kleine Abschuß in dem Zeitabschnitt 1889—1897 das Durchschnittsgewicht günstig beeinflußt und wie dasselbe von da ab stetig kleiner wurde, insbesondere nachdem im Jahre 1900 eine ganz bedeutende Steigerung der Abschußzahl eingesetzt hatte. Während 1889—1900, dem letzten Jahre, das noch als unter dem günstigen Einfluß der guten Arrondierung stehend gelten kann, das Durchschnittsgewicht 16,6 kg betrug, ist es in den Jahren 1901—1911 auf 14,2 kg gesunken.“ Selbst wenn die staatlichen Selbstverwaltungsjagden unter der sachverständigen Aufsicht der Oberförster, durch bestimmte Vorschriften geregelt, ziemlich einheitlich behandelt werden, können sich, je nach Personen und Umständen, doch Verschiedenheiten einstellen, die der strengen Vergleichbarkeit der Abschußergebnisse Eintrag tun. Immerhin aber bieten die behördlichen Abschußlisten die beste Unterlage für die Vergleichung der Bezirke, die sich für größere Gebiete erhalten läßt.

Für Durchschnittswerte ist es nicht unwichtig zu wissen, wie groß die Zahl der Einzelangaben ist, auf die sich die Berechnung gründet. Ich habe solche Durchschnittswerte im folgenden stets mit vorgesetztem D bezeichnet und die Zahl der zugrundeliegenden Einzelwerte in Klammern beigesetzt, so daß z. B. D (42) 15,1 kg bedeutet, daß dieses Durchschnittsgewicht von 15,1 kg aus 42 Einzelgewichten ermittelt wurde. Wo ich aus der Literatur eine Zahl als Durchschnittsgewicht übernehme ohne Angabe der Zahl der Einzelwerte, schreibe ich D (x).

Jedoch nur für wenige Gebiete lagen mir solche zusammenhängende, gewissenhaft geführte und leidlich vergleichbare Aufzeichnungen vor. In den meisten Fällen ist man auf die Gewichtszahlen angewiesen, die gelegentlich in Jagdzeitschriften veröffentlicht werden. Dabei handelt es sich aber meistens um Zahlen, die mit den Grundlagen für die Durchschnittszahlen nicht vergleichbar sind. Denn in die Durchschnittszahlen des Gesamtabschusses gehen auch Gabelböcke, Spießer und Kümmerer, Ricken und Kälber ein; zur Veröffentlichung in den Jagdzeitungen aber kommen im allgemeinen nur Gewichte von Böcken und Hirschen. die besonders kräf-

tige Gehörne und Geweihe hatten, zuweilen auch Höchstgewichte, die durch ihre Abweichung vom Durchschnitt der „jagdbaren“ Böcke und Hirsche auffällig sind. Um aus solchen Angaben vergleichsfähige Zahlen zu erhalten, die für die „Leistungsfähigkeit“ eines Bezirkes annäherungsweise kennzeichnend sind, habe ich aus den 10 höchsten mir vorliegenden Gewichten eines Gebietes den Durchschnitt genommen. Eine solche Durchschnittszahl bezeichne ich im Folgenden mit Max. D (10). Zuweilen lagen mir neben den Durchschnittszahlen des Gesamtabschusses auch diese 10 Höchstgewichte vor, so daß ich für manche Bezirke beide Vergleichszahlen zur Verfügung habe.

Aber auch wenn solche Zahlen möglichst einwandfrei vorliegen, so leidet eine derartige Untersuchung noch an mancherlei Fehlerquellen. Die wichtigste ist die dem Wild angedeihende Pflege, die stellenweise so weit geht, daß sie geradezu an Haustierhaltung erinnert. Die Winterfütterung, die Anlage von Wildäckern und Salzlecken, der Zusatz von phosphorsaurem Kalk zum Futter fälschen gleichsam das der Untersuchung zugrundeliegende Material. Die Tiere hören damit auf, Kinder der Scholle zu sein, und werden, wie die Haustiere, aus dem Daseinskampfe teilweise ausgeschaltet. Auch die Möglichkeit, daß das Tier auf gedüngte Felder austritt, die gerade mit den Stoffen reichlich versehen werden, die dem Untergrund sonst fehlen, wirkt störend auf die Untersuchung. Der Untergrund, auf dem das Wild lebt und von dessen Beschaffenheit es abhängt, ist nicht mehr einheitlich. Gedüngte Äcker und Wiesen sind ein künstlicher Untergrund, und es ist wohl zu berücksichtigen, ob sie in einem Bezirk besonders reichlich oder nur spärlich an die Waldungen grenzen, die das Wild bewohnt. Die zusammenhängenden, ununterbrochen über weite Strecken ausgedehnten Wälder des Schwarzwaldes, des Harzes, des Solling bieten daher andere Lebensbedingungen für das Wild als die Gebiete des Württembergischen Unterlandes, des Harzvorlandes u. a. Wo es sich ermitteln läßt, werde ich geschlossene Waldgebiete durch ein vorgesetztes †, zersplitterte, mit ausgedehnten Grenzen versehene durch ein * kenntlich machen.

Schließlich sei noch einer Tatsache gedacht, die sich sehr störend geltend machen kann: das ist die Entartung bei Wildständen, die inselartig abgeschlossen sind und von anderen Vorkommen so weit entfernt sind, daß sie nicht mit ihnen in Austausch treten können. Das gilt besonders für die westliche Verbreitungsgrenze und kommt für das Reh kaum in Betracht, wohl aber für das Rot-

wild. Das Reh ist in Deutschland fast allgemein verbreitet, so daß man von einem völlig geschlossenen Vorkommen sprechen kann und die Rehe kaum weiterer Wanderungen als 10—20 km bedürfen, um in benachbarte Rehbestände hinüberzuwechseln; dadurch kommt es beständig zur Vermischung mit ortsfremden Stücken, zu einer natürlichen „Blutauffrischung". Anders bei den Hirschen. Die Stellen, wo sie vorkommen, sind in manchen Gegenden so weit voneinander entfernt, daß ein Herüberwechseln von einer zur anderen, ein Verkehr zwischen diesen versprengten Vorkommen fast ausgeschlossen ist. So sind im Königreich Württemberg Hirsche nur an 3 Stellen vorhanden: im Schwarzwald, im Schönbuch (bei Bebenhausen) und auf der Alb im Aalbuch (bei Aalen). Ähnliches gilt für viele andere Gegenden Deutschlands, ebenso für die Hirschvorkommen Schwedens, Norwegens, Schottlands, und naturgemäß für die von Inseln. Die Folge davon dürfte wohl eine Verkümmerung durch fortgesetzte Inzucht sein, wie sie uns beim Wildschwein und beim Wisent noch viel auffälliger entgegentritt. Das Hilfsmittel des Jägers, dem entgegenzuwirken, die „Blutauffrischung" durch Einführung starker Hirsche aus günstigeren Gebieten, ist aber für unsere Zwecke wieder eine Fehlerquelle mehr. Wenn ich auch überzeugt bin, daß die Gewichtsverhältnisse von der Rasse unabhängig sind und daß die eingeführten Stücke nur dazu dienen, den Gesundheitszustand des Bestandes zu verbessern, nicht aber ihre eigene Wüchsigkeit vererben, so sind das doch immerhin Annahmen, die nicht unwidersprochen bleiben dürften.

Zunächst gebe ich Zahlenreihen von Reh- und Hirschgewichten, um damit die Zunahme der Durchschnittsgröße nach Osten hin zu belegen. Diese Zunahme ist ja eine schon öfters festgestellte Tatsache, die z. B. auch v. Dombrowski (1889, 1890) betont. Doch gehört die Begründung in die Beweisführung dieser Untersuchung. Auch sind zusammenhängende Zahlenreihen, wie die hier angeführten, sonst noch nicht veröffentlicht worden. Für eine Anordnung in Tabellenform sind die Zahlen nicht gleichwertig genug; vielmehr bedarf es öfters besonderer Erläuterungen. Alle Gewichte sind in Kilogramm angegeben.

A. Rehe: Im Elsaß um Straßburg haben gute Böcke etwa 20 kg, in Lothringen teilweise mehr (Moyeuvre 22—23, 10 % der Böcke über 25). Der württembergische Schwarzwald hat schwaches Rehwild (Enzklösterle Max. D (10) 14; Freudenstadt Max. D (10) 16; Langenbrand Max. D (10) 17,2); im übrigen erreichen in Württemberg im allgemeinen gute Böcke 20 kg. Ähnlich scheint das nördliche

Baden zu stehen. Für Hessen finde ich angegeben: auf Basalt D (18) 19,4, auf Sand D (16) 17,2. Aus der Rheinprovinz vermerkte ich D (15) 20, im Hunsrück (Soonwald) weniger, Max. D (10) 17,8; für die Oberförsterei Cleve an der holländischen Grenze wird angegeben, daß ein Bock von 14—15 kg schon schwer sei. In der Gegend von Cassel wiegen 3—4jährige Böcke um 15 kg; 17,5 ist schon eine Ausnahme, Böcke von 20 und mehr sind selten. Im Südharz (Ilefeld) ist Max. D (10) 18,8. Nördlich vom Harz, bei Halberstadt, wird angegeben D (17) 19,4, Max. D (10) 20,4. Auf Muschelkalkboden der Hainleite erreichen schwere Böcke 21. Im Königreich Sachsen gilt für die Chemnitzer Gegend Max. D (10) 19,3. Aus Böhmen finde ich D (49) 20, Max. D (10) 21,9 berichtet. Ähnlich stellt sich die Provinz Brandenburg mit D (25) 19,7, Max. D (10) 21,8, nach einer anderen Angabe D (x) 19. Schlesien weist im Regierungsbezirk Liegnitz D (18) 19,3, Max. D (10) 20,4, im Reg.-Bezirk Breslau D (27) 20,9, Max. D (10) 24,6 auf; für eine besondere Stelle des Reg.-Bezirks Breslau (Kreis Wohlau) finde ich aus 236 Gewichten Max. D (10) nur 18,1.

Die Unterschiede sind bisher nicht besonders auffällig. Sie steigern sich stark, wenn wir zu weiter östlich und nordöstlich gelegenen Gebieten übergehen. Für Pommern liefern mir verstreute Einzelangaben Max. D (10) 22,7; aus Posen finde ich D (5) 26,3; von Ostpreußen berechne ich D (8) 26,9, darunter ist ein besonders auffälliger Höchstwert mit 39; wenn der ausgelassen wird, so ergibt sich D (7) 25,2. In Kurland (Dondangen) wiegt ein mittlerer Sechserbock 23 (Max. 36,8); für Livland berechne ich D (16) 27,2, Max. D (10) 29. — In Steiermark weist Windisch-Landsberg D (18) 24 auf. In Süd-Ungarn wird für Bellye D (x) 20—21 angegeben, für Eisenburg Max. D (10) 22,8. Mittel-Ungarn hat Max. D (10) 21,9, Nord-Ungarn aus 106 Zahlen Max. D (10) 25,8. Die Herrschaft Schneeberg in Krain zeigt D (17) 28,9, Max. D (10) 31,9. In Kroatien hat das an der Krainer Grenze liegende Uskoken-Gebirge D (x) 23—25, daneben Höchstwerte von 29, 32,5 34. Vom kroatischen Karst wird ein Höchstwert von 35,5 berichtet. Aus Slavonien merkte ich an D (4) 26,3, aus Bosnien D (6) 26,8. Martenson gibt für Rußland D (x) 25—30; von 20 km östlich von Wilna finde ich zwei Einzelangaben mit 27 und 30, bei Kossowo ein Bock 32. Für das durch bedeutende Größe ausgezeichnete sibirische Reh habe ich keine Gewichtsangaben gefunden. Besondere Größe scheint in Sibirien den Gebirgsrehen zuzukommen gegenüber denen der Ebene; v. Middendorf (1874, Vol. 4,

2. Abtlg., p. 804) sagt darüber: „Gerade dieselben Tiere, an denen man in Europa das Gesetz des verkleinernden Einflusses der Gebirge entwickelte, sind in Sibirien ungewöhnlich wüchsig; so die Hirsche und Rehe der altaischen, sajanischen und Stanowoj-Ketten.“ Dagegen treten nach Grevé im äußeren Osten der Rehverbreitung wieder kleine Formen auf; das Reh der Mandschurei soll von dem europäischen kaum zu unterscheiden sein.

B. Hirsche: Die verstreuten Vorkommen des Edelhirsches an der Westgrenze seines Verbreitungsgebietes zeigen durchweg geringe Größe. Sehr klein sind die Hirsche in der Berberei, in Spanien, Sardinien und Corsica. Aus Schottland werden von Beaufort Castle Forest als Höchstgewicht 123, von Corrour Forest sogar nur 113 kg angegeben. Die Hirsche der Hebriden werden unter den zwerghaften Inselformen aufgeführt. Die norwegischen Hirsche (Jahresisotherme + 6°, durchschnittliche Julitemperatur + 13°) von 6 Jahren und ältere wiegen in der Feistzeit 110—150, in mehreren Distrikten jedoch selten über 130; die vierjährigen wiegen 76—90, fünfjährige 90—108. In den Reichslanden steigt das Hirschgewicht selten über 120. In den Vogesen kommen 2 Rassen vor, von denen die kleinere Zehnender mit 70, Zwölfender mit 80, Höchstgewicht 90 zeigt, während die stärkere im eigentlichen Gebirge bei Schirmeck z. B. D (10) 105 erreicht. Im Niederelsaß (Lützelhausen mit D (6) 119 und in Lothringen (St. Quirin D (14) 122,4) werden sie stärker. Im Hunsrück (Soonwald) gilt für den jagdbaren Hirsch (Achtender und darüber) D (27) 106.6, Max. D (10) 123,8. Im württembergischen Schwarzwald ist bei D (15) 96,6 das Höchstgewicht 110, im Schönbuch D (10) 123,4, Höchstgewicht 165, im Aalbuch D (5) 128. Für das Allgäu ergab sich D (23) 141. Im Taunus zeigt das Gebiet von Homburg für Achtender und stärkere Hirsche D (16) 105, Max. D (10) 146. Im Harz sind die Stärken recht verschieden; bei Ilefeld finde ich für jagdbare Hirsche D (8) 115; Dombrowski's Angaben ergeben D (34) 121 (wohl hauptsächlich Gatterhirsche). In Brandenburg finden sich 2 Hirschformen: die der Heide sehr gering [Schorfheide D (x) von 1895 103,5], die des Oderbruches und Spreewaldes recht brav. Für Nordböhmen berechnet sich D (19) 137. Niederschlesien mit D (21) 131 Oberschlesien mit D (6) 180 zeigen wesentlich höhere Zahlen. Pommern soll in Gewicht und Geweihstärke die besten deutschen Hirsche haben: D (12) 196,5. In Ostpreußen geben einige Jahresausbeuten von Rominten Max. D (10) 160. Die Hirsche mit besonders hohen Gewichten, bis zu 182, die v. Raësfeld (1911) ver-

zeichnet, stammen aus Pommern, Ost- und Westpreußen. — In den Donauauen Niederösterreichs stehen sehr starke Hirsche; ich finde D (8) 174, wobei aber keine Höchstgewichte sind. Weit schwerer aber sind die ungarischen Hirsche: für Bellye gilt nach v. Mojscsovics D (x) 230—250; in den Karpathen Ober-Ungarns wurden in einem Reviere in 3 Jahren 33 Brunsthirsche von je über 210 erlegt. In der Bukowina wiegt ein jagdbarer Hirsch nicht unter 190; von Redang gibt v. Dombrowski Max. D (14) 235 an. Aus Slavonien hatten in der Drauniederung (Dolnji Miholjak) die schwersten Hirsche im Jahre 1917 D (13) 199,3. In Rußland soll nach Martenson der Hirsch ein Gewicht von 250 bis höchstens 300 erreichen. Kaukasushirsche wiegen 250 und darüber.

Natürlich bin ich mir wohl bewußt, daß dieses Zahlenmaterial bei weitem nicht reich genug ist, um eine genaue Stufenleiter der verschiedenen Gegenden nach der Güte des Reh- und Rotwildes aufzustellen. Die meisten der benannten Gebiete von der Größe einer preußischen Provinz sind zu groß, als daß sie sich durch eine Zahl kennzeichnen ließen; wie ist es vollends anfechtbar, wenn man für Rußland eine solche Zahl aufstellt, wenn auch mit einem so weiten Spielraum (250—300 kg), wie Martenson es tut. Auch sind die Zahlen nicht einheitlich gewonnen und daher nicht einwandfrei vergleichbar, ganz abgesehen von den früher schon gemachten Vorbehalten. Jedenfalls aber zeigen sie das Eine zweifellos, daß wir gegen Osten eine Zunahme an Stärke sowohl beim Reh wie beim Hirsch finden. Die Frage ist freilich, ob diese Zunahme auf Rechnung der klimatischen Bedingungen zu setzen ist, wie das für manche andere Tiere, besonders Vögel, ja sehr wahrscheinlich ist. Die geringe Größe der Hirsche in den westlichen inselartig verstreuten Vorkommen muß wahrscheinlich auf notgedrungene fortgesetzte Inzucht geschoben werden, wie das auch von Collet, von Schiller-Tietz u. a. geschieht. Dazu kommt aber, daß die jagdlichen Verhältnisse im Osten wesentlich andere sind; wir haben dort, sowohl in den östlichen Provinzen Preußens als in Ungarn und in Rußland, viel mehr Großgrundbesitz und keine Pachtjagd; das ermöglicht eine sorglichere Pflege der Jagd; die Böcke können höheres Alter und größeres Gewicht erreichen. Im Osten, jenseits der deutschen Grenzen, kommt dazu noch im allgemeinen die geringere Ausnutzung der Jagd, der geringere Abschuß. Gibt doch Allen (1876, p. 327 und 338) für Bären und andere Raubtiere, wie Marder, Ottern, Nerze (minks) an, daß unter den ihm vorliegenden Schädeln aus Kulturgegenden (Staat

New York) die jungen und mittelalten Stücke bei weitem überwiegen, ausgewachsene Schädel aber nur einen geringen Bruchteil liefern im Gegensatz zu den weniger bevölkerten Gegenden des Nordens, wo den Tieren weniger scharf nachgestellt wird. Aber Pfahlbau-, Torfmoor- und Höhlenbefunde beweisen, daß die Böcke der Vorzeit keineswegs durchweg stärker waren als die jetzigen (Schäff, p. 93); so übertrifft z. B. keines der Rehgehörne aus dem Laibacher Moor in Krain derzeitige gute Sechser an Stärke (in: Weidmann, Vol. 22, p. 421). Und in Deutschland fehlt es auch im Westen nicht an Revieren, die sich bester pfleglicher Behandlung erfreuen, und trotzdem liefern sie keine so starken Böcke wie die pommerschen und ostpreußischen. Eine Aussprache über diese Frage in der Deutschen Jägerzeitung (Vol. 71, 1918, No. 10, 23, 35, 39) läßt denn auch dem Einfluß der klimatischen Bedingungen neben der weidmännischen Behandlung volles Recht widerfahren.

Wenn also die klimatischen Bedingungen Unterschiede in der Größe von Reh und Hirsch herbeiführen, so müssen diese Einflüsse ausgeschaltet werden, wenn die Einwirkung anderer Bedingungen, z. B. hier die Einwirkung des Untergrundes, auf das Gedeihen des Wildes untersucht werden soll. Es dürfen nur Tiere verglichen werden, die in naher Nachbarschaft und daher unter denselben klimatischen Bedingungen leben, also von dieser Seite in ihrer Größe nicht verschieden beeinflußt werden können. Wollte man z. B. Rehe aus irgendwelchen kalkreichen Gegenden mit solchen von Tonschiefer- und Sandsteingebieten weit entfernter Gegenden vergleichen, so könnte man ein Überwiegen bald der einen, bald der anderen finden, je nach der Lage der Wohnorte. In der Versäumnis dieser Vorsicht ist wohl der Grund zu suchen, weshalb v. Dombrowski (1890, p. 438) zu keinem einwandfreien Ergebnis kam in betreff des Einflusses, den der Untergrund auf die Stärke und die Gehörnbildung beim Rehwild hat: „Von hohem Einflusse ist die geologische Formation und die mit ihr im engsten Zusammenhange und in reger Wechselwirkung stehende vegetative Gestaltung des Terrains; doch muß ich bemerken, daß es mir trotz eifrigster Bemühungen nicht gelang, eine entsprechende Norm festzustellen, d. h. bestimmen zu können, auf welchem Boden das Rehwild am besten gedeiht.“ Der Behauptung, daß Kalk- und Phosphorgehalt der Äsung das wichtigste Agens seien, kann er nur noch bedingt beistimmen. „Wenn ich meine Maß- und Gewichtstabellen mit ausführlichen geologischen Karten Mitteleuropas vergleiche, so zeigt es sich, daß in manchen

Gegenden, deren Bodenbeschaffenheit reich an leicht löslichen, demnach dem tierischen Organismus zuführbaren Kalkphosphaten ist, die Gehörnbildung das Mittelmaß nicht übersteigt, während es andrerseits magre, sandige, kalkarme Landstriche giebt, in denen man herrlichen Gehörnen begegnet." Gewicht und Gehörnbildung gehen durchaus nicht parallel; häufig werden sogar, namentlich bei Hirschen, die stärksten Stangen bei Stücken getroffen, die das Höchstgewicht der Gegend durchaus nicht erreichen. Im Folgenden ist auf das Gehörn und Geweih deshalb auch keine weitere Rücksicht genommen.

Es handelt sich also darum, die Rehgewichte aus benachbarten Gebieten mit chemisch verschiedenem Untergrunde zu vergleichen.[1]) Besonders günstig liegen dafür die Verhältnisse in Württemberg. Dort stehen die beiden, das Land durchziehenden Gebirgszüge im Gegensatz zueinander: der Schwarzwald hat hauptsächlich kalkarmen Buntsandsteinboden, während die Schwäbische Alb aus Jurakalk aufgebaut ist; in dem zwischen ihnen liegenden Hügelland wechseln vielfach Muschelkalk, Keuper und Diluvium; der südlich der Donau liegende Teil des Landes, das Oberland, liegt auf alpinen Schottern. Das mir von der Forstdirektion zu Stuttgart überlassene Zahlenmaterial umfaßt die Gewichte des gesamten Abschusses

---

1) Bei der Beschaffung des Materials, das ich den folgenden Untersuchungen zugrunde lege, habe ich von vielen Seiten freundliche Unterstützung erfahren. Durch Überlassung der Aufzeichnungen über das in den staatlichen Selbstverwaltungsjagden in Württemberg während der Jahre 1910—1914 abgeschossene Rehwild hat mir der Vorstand der Forstdirektion in Stuttgart, Direktor v. KELLER, die Grundlage für die ganze Untersuchung geliefert. Als ich dann zur Ergänzung dieser Angaben den Landforstmeister Frh. VON DEM BUSCHE in Berlin um entsprechende Aufzeichnungen aus dem Regierungsbezirk Hildesheim bat, fand ich bei ihm liebenswürdiges Entgegenkommen. Viele Anregungen und Auskünfte erhielt ich von den Herren EDGAR ANDREÄ, Frankfurt a. M., Dr. A. BREGENZER, Forsthaus Seesbach (Hunsrück), Oberförster Dr. EBERHARD, Langenbrand, Forstrat ENDRES, Lohr, Forstmeister GOTTSCHICK, Steinheim a. A., Oberförster Dr. HAEHNLE, Gundelsheim a. N., Forstmeister KIENZLE, Freudenstadt, Forstmeister LECHLER, Liebenzell, Oberförster NACHTIGALL, Herzberg a. H., Oberförster Dr. RAU, Bermeringen, Forstmeister RAUMER, Bischbrunn, Forstmeister REICHERT, Nürtingen, Oberförster RÜMELIN, Lenzingen, Forstmeister SAMES, Alfeld a. d. Leine, Dr. B. SCHEBITZ, Thiergarten, Kreis Wohlau, Forstmeister SCHLADITZ, Ilefeld, Forstmeister SEREKORN, Dassel, Kreis Einbeck, Forstmeister SIHLER, Biberach a. R. Allen diesen bin ich für ihre Liebenswürdigkeit zu großem Danke verpflichtet.

(also auch schwache Böcke, Ricken und Kälber eingeschlossen) aus den staatlichen Selbstverwaltungsjagden für die Jahre 1910—1914, und zwar wurden mir für die einzelnen Jahre die Zahl der erlegten Stücke und deren Gesamtgewicht angegeben. Dies Material vermochte ich durch freundliche Hilfe für einzelne Bezirke noch wesentlich zu vermehren.

Dieses Material hat den großen Vorzug, daß es auf einem klimatisch nahezu einheitlichen Gebiet in gleicher Weise von durchaus kundiger Hand ermittelt worden ist. Die Wildpflege und der Abschuß mögen zwar, den Neigungen der einzelnen Verwalter entsprechend, etwas verschieden gehandhabt worden sein, aber doch innerhalb der Grenzen der behördlichen Vorschriften; es kann sich da nicht um große Verschiedenheiten handeln; jedenfalls können die beträchtlichen Unterschiede, wie sie die einzelnen Bezirke gruppenweise darbieten, nicht durch verschiedene Behandlung der Jagd bewirkt worden sein. Die nicht vom Staate selbst verwalteten Jagden, z. B. die Hofjagdbezirke des Schönbuchs und viele Jagdgebiete des Oberlandes, sind unberücksichtigt geblieben.

Der Gesamtdurchschnitt des Rehgewichts für das Königreich Württemberg für die Jahre 1910—1914, für einige Bezirke auch für eine längere Zeitdauer, beträgt D (15339) 13,8 kg.

Ich führe im folgenden die einzelnen Forstbezirke auf, geordnet nach der Höhe der zugehörigen Durchschnittszahl, und teile sie in drei Gruppen: A. über dem Durchschnitt, B. um den Durchschnitt, C. unter dem Durchschnitt. Dazu füge ich eine allgemeine Angabe über die Beschaffenheit, d. h. die geologischen Verhältnisse des Untergrundes. Hier und da setze ich auch eine Angabe über die Wasserhärte (W) in deutschen Härtegraden bei, die ich den entsprechenden Zusammenstellungen bei Röse entnommen habe, dies lediglich zur Kennzeichnung des Kalkgehalts des Bodens. Daß das Reh vielfach das Trinkwasser für lange Zeit entbehren kann, wurde schon oben bemerkt. Die allermeisten Bezirke sind vielfach von Feldern durchsetzt; nur im Schwarzwald finden wir große zusammenhängende Waldungen.

kg	A. Über dem Durchschnitt.
16,2	Bietigheim. Hauptmuschelkalk; Löß und Lehm.
15,9	Hengen (Alb), O.A. Urach. Weißer Jura.
„	Langenau (Alb). Weißer Jura; Löß und Lehm.

kg

15,7 Dörzbach a. d. Jagst. Anhydrit; Hauptmuschelkalk. Bei Laudenbach W 28°.

„ Altheim (Alb), O.A. Ulm. Weißer Jura; Molasse.

15,5 St. Johann (Alb) bei Reutlingen. Brauner und weißer Jura.

15,4 Bermaringen (Alb) bei Blaubeuren. Weißer Jura. W 19°.

„ Ehingen (Alb). Weißer Jura; Tertiär.

„ Rottenmünster bei Rottweil. Hauptmuschelkalk; Lettenkohle.

„ Tuttlingen (Alb). Weißer Jura.

15,3 Nürtingen. Schwarzer Jura.

15,2 Söflingen bei Ulm (Alb). Weißer Jura; Tertiär.

15,1 Schussenried. Jüngere Moränen; Torf. Aulendorf, 10 km nördlich W 28,8°.

„ Urach (Alb). Weißer Jura. Zainingen W 22,4°; Böhringen W 17,1°.

15,0 Geradstetten, O.A. Schorndorf. Quartär; Gipsmergel; Stubensandstein; etwas weißer Jura; Bonebed.

14,9 Göppingen (Alb). Schwarzer und brauner Jura.

„ Gundelsheim a. Neckar. Löß und Lehm; Hauptmuschelkalk.

14,8 Bolheim a. d. Brenz (Alb). Weißer Jura.

„ Sternenfels, nördl. Maulbronn. Gipsmergel; Schilfsandstein; Gips- und Alabasterbrüche.

14,7 Mergentheim. Wellenkalk; Hauptmuschelkalk. Laudenbach W 28°.

„ Tettnang (Oberland). Moränen; postglazialer Schotter. W 17,2°—19°.

14,6 Böblingen. Stubensandstein; etwas schwarzer Jura; Löß und Lehm.

„ Heilbronn. Löß und Lehm; Gipsmergel; etwas Schilfsandstein; etwas Muschelkalk.

„ Mössingen (Alb). Schwarzer Jura. Gomaringen W 29,7°.

„ Ravensburg (Oberland). Jüngere Moränen.

„ Steinheim (Alb). Weißer Jura; etwas Tertiär.

14,5 Justingen (Alb), O.A. Münsingen. Weißer Jura.

„ Liebenzell (Schwarzwald, Rand). $^2/_3$ Buntsandstein; $^1/_3$ Muschelkalk.

„ Ringingen, O.A. Blaubeuren. Tertiär (obere Süßwasser-Molasse).

„ Sittenhardt, O.A. Hall. Gipsmergel.

kg

14,4 Roßfeld, O.A. Crailsheim. Gipsmergel.
„ Güglingen, O.A. Brackenheim. Diluvium; Gipsmergel; Schilfsandstein.
„ Hohengehren, O.A. Schorndorf. Schwarzer Jura; Bonebed; Stubensandstein.
14,3 Abtsgemünd, O.A. Aalen. Schwarzer Jura; Schilfsandstein.
„ Crailsheim. Lettenkohle; Gipsmergel.
„ Kohlstetten (Alb) bei Münsingen. Weißer Jura.
„ Lichtenstern, südöstl. Weinsberg. Löß und Lehm; Gipsmergel; Schilfsandstein; bunte Mergel.
„ Sulzbach, O.A. Backnang. Löß und Lehm; Gipsmergel; Schilfsandstein; bunte Mergel.
14,2 Altensteig (Schwarzwald). Buntsandstein; Wellenkalk.
„ Biberach (Oberland). Schotter und Moränen der Riß-Eiszeit.
„ Comburg, O.A. Hall. Lettenkohle; Muschelkalk.
„ Schönthal a. d. Jagst, O.A. Künzelsau. Hauptmuschelkalk.
„ Schrezheim, O.A. Ellwangen. Stubensandstein; schwarzer Jura.
„ Unterweißach, O.A. Backnang. Löß und Lehm; Gipsmergel; Muschelkalk: Stubensandstein.
14,1 Oberkochen (Alb). Weißer Jura.
„ Stammheim a. d. Nagold, O.A. Calw. Hauptmuschelkalk.
14,0 Aalen (Alb). Brauner und weißer Jura.
„ Kapfenburg (Alb) bei Lauchheim. Brauner Jura.
„ Mochenwangen, O.A. Ravensburg. Schwemmland; jüngere Moränen.
„ Rottenburg am Neckar. Muschelkalk; Lettenkohle; Stubensandstein.

B. Nahe dem Durchschnitt.

13,9 Ellwangen. Stubensandstein; schwarzer Jura.
„ Giengen (Alb). Weißer Jura; etwas Tertiär.
„ Münsingen (Alb). Weißer Jura.
13,8 Heidenheim (Alb). Weißer Jura.
„ Neuenstadt a. Kocher. Hauptmuschelkalk; Diluvium.
„ Reichenberg a. d. Murr, O.A. Backnang. Quartär; Gipsmergel; Schilfsandstein: Stubensandstein.
„ Wiblingen b. Ulm, südl. der Donau. Quartäre Schotter.

kg

13,7 Beilstein, O.A. Marbach. Stubensandstein; Diluvium.
13,7 Ochsenhausen, O.A. Biberach. Schotter der Mindel-Eiszeit.
13,7 Riedlingen a. d. Donau. Moränenschotter der Riß-Eiszeit. Ertingen, OA. Riedlingen W 30,7°.

C. Unter dem Durchschnitt.

13,6 Kleinaspach, O.A. Marbach. Diluvium; Gipsmergel; Schilfsandstein.
„ Langenbrand (Schwarzwald). Buntsandstein.
„ Maulbronn. Schilfsandstein; Gipsmergel.
13,5 Blaubeuren (Alb). Weißer Jura.
„ Dankoltsweiler, O.A. Ellwangen. Stubensandstein.
„ Dietenheim a. d. Iller. Diluvium; Niederterrassenschotter.
„ Neuenburg (Schwarzwald). Mittlerer und oberer Buntsandstein.
„ Plattenhard, O.A. Stuttgart. Stubensandstein; schwarzer Jura.
13,4 Adelberg, zwischen Schorndorf und Göppingen. Stubensandstein; schwarzer Jura.
„ Hohenberg. Stubensandstein.
„ Königsbronn (Alb), O.A. Heidenheim. Weißer Jura.
„ Lorch. Stubensandstein; spärliche Schollen schwarzer Jura.
„ Nattheim (Alb), O.A. Heidenheim. Weißer Jura.
„ Welzheim. Stubensandstein und schwarzer Jura. W 7°.
13,3 Hirsau (Schwarzwald). Mittlerer und oberer Buntsandstein.
„ Plochingen. Schwarzer Jura (Arcuatenkalk und Angulatensandstein).
13,2 Pfalzgrafenweiler (Schwarzwald). Buntsandstein. W 9,8°.
„ Schorndorf. Stubensandstein; im Tal Diluvium.
„ Weingarten (Oberland). Alpiner Schutt. Langenargen W 16,8°.
13,1 Herrenalb (Schwarzwald). Buntsandstein.
„ Steinwald (Schwarzwald). Buntsandstein.
13,0 Gaildorf. Schilfsandstein.
„ Mochenthal (9 km WSW Ehingen). Obere Süßwassermolasse; weißer Jura.
„ Waldenbuch. Stubensandstein; etwas schwarzer Jura.
12,9 Hofstatt (Schwarzwald) am Teinachursprung. Buntsandstein.

kg		
12,9	Klosterreichenbach	(Schwarzwald). Buntsandstein.
12,8	Baiersbronn	
„	Freudenstadt	
12,7	Oberthal	
„	Simmersfeld	
12,6	Enzklösterle	
12,5	Calmbach W 1,4°	
„	Meistern	
12,4	Baindt (Oberland).	Loser alpiner Schutt der Vergletscherung IV.
12,3	Schonmünzach	(Schwarzwald). Buntsandstein.
11,4	Wildbad	

Die äußersten Werte der Rehgewichte in Württemberg liegen sehr weit auseinander, 11,4 und 16,2 kg; das Verhältnis ist 100 : 142! Dabei läßt sich eine bestimmte Regelmäßigkeit der Anordnung sofort erkennen: alle Schwarzwaldbezirke mit ihrem Buntsandsteinboden stehen in der Größe der Rehe unter dem Durchschnitt; von den 12 Bezirken mit den niedersten Werten liegen 11 im Schwarzwald. Ihnen stehen die Bezirke mit Schilf- oder Stubensandstein-Untergrund nahe. Über dem Durchschnitt liegen vor allem die Mehrzahl der Bezirke der schwäbischen Alb mit Jurakalkboden, und ferner solche, die auf Muschelkalk, Anhydrit und Diluvium (Löß und Lehm) liegen. Zwar ist die Anordnung keine streng gesetzmäßige; Bezirke mit Jurakalk stehen vielfach nahe dem Durchschnitt, z. T. sogar unter dem Durchschnitt, solche mit Sandsteingrund reichen bis an den Durchschnitt. Es kommen ja, wie wir schon sahen, eine außerordentliche Menge Fehlerquellen in Betracht, die den Zusammenhang zwischen dem Gedeihen des Rehwilds und der Beschaffenheit des Untergrundes verschleiern. Aber von einigen, mir nicht erklärlichen Ausnahmen abgesehen, haben wir im Ganzen eine sehr einleuchtende Bestätigung der Annahme, daß die chemische Beschaffenheit des Bodens und die Wildstärke innig verknüpft sind. Die Ausnahmen sind allerdings immer derart, daß das Rehgewicht niedriger ist, als man es nach der Beschaffenheit des Untergrundes erwarten sollte. Solche Ausnahmen sind die auf Juraboden belegenen Bezirke Nattheim, Königsbronn, Blaubeuren, bei denen das Rehgewicht unter dem Durchschnitt liegt; auch Baindt (12,4 kg) mit dem sonst nicht ungünstigen alpinen Schotter gehört dazu. Ob etwa Seuchen oder

ungünstige Reviergestaltung oder vermehrter Abschuß aus irgendwelchen Gründen dieses niedrige Gewicht verursacht haben, konnte ich nicht ermitteln.

Noch eines mag für das Verständnis dieser Anordnung von Wichtigkeit sein. Die Schwarzwaldbezirke sind durchweg weite, zusammenhängende Waldungen mit unbedeutenden Einsprengungen kultivierten Landes; der „künstliche Untergrund", Äcker und Wiesen mit durch Düngung gebessertem Boden, tritt vollkommen zurück, die Wirkung der natürlichen Unterlage kommt voll zum Ausdruck. Dagegen sind außerhalb des Schwarzwaldes die Waldungen fast ausnahmslos unterbrochen von weiten, sorgfältig angebauten Ländereien, von deren Anwesenheit das Wild Vorteil zieht. Daher die ausnahmslose Stellung der Schwarzwaldbezirke unter dem Durchschnitt, während die Bezirke mit Schilfsandstein und Stubensandstein, dank dem künstlichen Untergrund der Umgebung, sich meist höher als jene einreihen. Überhaupt ist ja in Ländern von so hoher Bodenkultur wie Deutschland für die Wälder nur das unfruchtbare Land übrig geblieben, und nur dort, wo die Abschüssigkeit des Bodens Acker- und Wiesenbau unmöglich macht, finden wir Wälder auch auf besserem Untergrund. Die Durchsetzung der meisten Forstbezirke mit Feldern ist geeignet, die Unterschiede in ihrer natürlichen Leistungsfähigkeit für Wilderzeugung etwas zu verwischen; aber immerhin geht die Überlegenheit der kalkreichen Böden aus unserer Liste deutlich hervor.

Um einige besonders auffällige Verschiedenheiten benachbarter Bezirke mit verschiedenem Untergrund deutlich herauszuheben, gebe ich noch folgende Zusammenstellungen aus der oben mitgeteilten Liste.

kg	
15,3	Nürtingen. Schwarzer Jura.
13,5	Plattenhardt. Stubensandstein.
13,0	Waldenbuch. Stubensandstein.
14,2	Altensteig. Buntsandstein, Wellenkalk.
12,6	Enzklösterle. Buntsandstein.
12,7	Simmersfeld. Buntsandstein.
14,9	Göppingen. Schwarzer und brauner Jura.
13,4	Lorch. Stubensandstein.
13,4	Adelberg. Stubensandstein.
13,2	Schorndorf. Stubensandstein.
15,0	Geradstetten. Diluvium, Stubensandstein, Gipsmergel.

kg

14,0 Stammheim. Hauptmuschelkalk.
14,5 Liebenzell. 1/3 Muschelkalk. 2/3 Buntsandstein.
12,5 Calmbach. Buntsandstein.
11,4 Wildberg. Buntsandstein.

Dazu seien noch Befunde aus anderen Gebieten herangezogen. Zunächst steht mir aus den Oberförstereien des Regierungsbezirkes Hildesheim ein vollständiges Verzeichnis der Gewichte des Jahresabschusses aus den Jahren 1910—1914 zur Verfügung. In diesem Regierungsbezirk findet sich ebenfalls ein bunter Wechsel von geologischen Formationen. Der Gesamtdurchschnitt für den ganzen Regierungsbezirk stellt sich auf 14,9 kg. Ich ordne die einzelnen Oberförstereien wiederum nach dem Durchschnittsgewicht und unterscheide A, B, C wie oben.

kg

A. Über dem Durchschnitt.

16,3 Bovenden bei Göttingen. Buntsandstein; Muschelkalk.
16,1 †Castenburg, Amt Osterode. Buntsandstein (Sandsteine, Schieferletten), querdurch ein Streifen Muschelkalk.
„ Ebergötzen bei Göttingen. Buntsandstein.
„ *Herzberg. Buntsandstein; Diluvium.
„ Peine. Kreide und Diluvium.
15,8 †Sillium. Jura; untere und obere Kreide.
15,6 †Elend (Harz). Unterdevon (Wieder Schiefer mit eingelagertem Kalk).
„ Uslar (Solling). Mittlerer Buntsandstein.
15,5 †Oderhaus (Harz). Grauwacke; Wieder Schiefer mit Kalk.
15,3 Alfeld. 3/4 Kalkboden (Muschelkalk, Plänerkalk); 1/4 kalkarm (Flammenmergel, Buntsandstein).
„ Nienover (Solling). Mittlerer Buntsandstein.
15,2 †Diekholzen. Unterer, mittlerer, oberer Buntsandstein (im unteren und oberen Buntsandstein Kalk); Muschelkalk.
„ Westerhof. Mittlerer Buntsandstein; etwas Muschelkalk.
„ †Zellerfeld (Harz). Kulm (Grauwacke).
„ †Clausthal (Harz). Kulm (Grauwacke).
„ †Lauterberg (Harz). Unterdevon (Tanner Grauwacke).
„ Neuhaus (Solling). Mittlerer Buntsandstein.

kg	
	B. Nahe dem Durchschnitt.
15,0	Liebenburg, nördlich Goslar. Buntsandstein; Muschelkalk; Keuper; vorwiegend Jura und Kreide.
14,9	†Grund (Harz). Kulm (Grauwacke); oberdevonische Kalke (Iberg, Winterberg).
„	†Hardegsen (Solling). Mittlerer und oberer Buntsandstein.
14,8	Knobben (Solling). Mittlerer Buntsandstein.
„	†Lonau (Südharz). Unterdevon (besonders Tanner Grauwacke); Silur (Bruchberg-Ackerquarzit).
	C. Unter dem Durchschnitt.
14,7	†Andreasberg (Harz). Unterdevon (Grauwacke und Wieder Schiefer, zum Teil mit Kalkeinlagerung).
„	†Seelzerthurm (Solling). Mittlerer Buntsandstein.
„	†Torfhaus (Harz). Granit; Silur (Quarzit); Kulm (Grauwacke).
14,6	*Dassel (Kreis Einbeck). Buntsandstein; wenig Muschelkalk.
„	†Kupferhütte (Harz). Unterdevon (Tanner Grauwacke, Wieder Schiefer mit Kalkeinlagerung).
„	Reinhausen bei Göttingen. Mittlerer Buntsandstein.
14,4	Bramwald bei Münden. Mittlerer Buntsandstein.
„	†Riefensbeek (Harz), südlich Clausthal. Silur (Bruchberg-Ackerquarzit); Kulm (Kieselschiefer und Grauwacke).
14,3	†Osterode. Kulm (Grauwacke).
14,2	Altenau (Harz) bei Zellerfeld. Silur (Bruchberg-Ackerquarzit); Kulm (Kieselschiefer und Grauwacke).
„	Weenzen, westlich Alfeld. Wealden (Sandsteine und Tone), überlagert von 2—8 m Hilssandsteinschotter.
14,1	†Schulenberg (Harz), südlich Goslar. Unterdevon (Kahlebergsandstein); Kulm (Grauwacke).
14,0	Cattenbühl bei Münden. Mittlerer Buntsandstein; Tertiär (Sande, Quarzite, Sandsteine).
„	†Grubenhagen (Solling). Buntsandstein.
13,8	†Lautenthal (Westharz). Kulm (Grauwacke).
13,7	Escherode, südlich Münden. Buntsandstein.
13,1	†Sieber (Südwestharz). Silur (Bruchberg-Ackerquarzit); Kulm (Grauwacke, Kieselschiefer).

Hier sind die Unterschiede der Durchschnittsgewichte viel geringer als bei den württembergischen Forstbezirken. Der gesamte

Umfang vom Höchstwert 16,3 bis zu dem drittletzten Wert 13,8 ist nicht größer als bei dem Teil der württembergischen Werte, die über dem Durchschnitt stehen. Das gestattet einen Rückschluß auf geringere Verschiedenheit der bewirkenden Ursachen. So ist denn auch im Gegensatz zu jenen die Gleichartigkeit im Untergrund der Waldungen im Regierungsbezirk Hildesheim viel größer, da ihre überwiegende Mehrzahl auf kalkarmen Böden stockt. Das gilt für alle Harzwaldungen, wo nur der in den Wieder Schiefer eingesprengte Kalkstein und der Kalk des Ibergs bei Grund eine geringe Ausnahme machen; es gilt auch für die Waldungen des Solling. Muschelkalk, Jura und Kreide finden sich verhältnismäßig wenig; in den Bezirken, wo sie reichlicher auftreten, steht das Rehgewicht über dem Durchschnitt. Immerhin fällt es auf, daß Waldungen auf kalkarmer Unterlage, wie Ebergötzen, ein so hohes Rehgewicht haben. Ob bei dem verhältnismäßig hohem Rehgewicht der Harzwälder von Elend, Zellerfeld, Clausthal und Lauterberg klimatische Einflüsse mitwirken, erscheint fraglich, wenn wir andererseits benachbarte Reviere, wie Andreasberg, Torfhaus, Riefensbeek, Altenau und Schulenburg unter dem Durchschnitt sehen. Die fünf letztgenannten Reviere scheinen recht wildarm zu sein; der Gesamtabschuß von Rehwild innerhalb 5 Jahren beläuft sich bei ihnen der Reihe nach auf 23, 12, 13, 18, 15 Stück. Auch das deutet ja auf geringes Gedeihen des Wildes in diesen Bezirken. Ob der Unterschied zwischen dem Gesamtdurchschnitt der Rehgewichte in Württemberg einerseits, im Regierungsbezirk Hildesheim andererseits, 13,8 gegen 14,9, auf klimatischen Einflüssen beruht, muß dahingestellt bleiben; der Unterschied in den Wintertemperaturen ist nicht bedeutend: Württemberg liegt zwischen den Januarisothermen $+2$ und $+1^0$, der Regierungsbezirk Hildesheim zwischen denen von $+1^0$ und 0^0.

Hier sei noch der Verhältnisse der Oberförsterei Ilefeld am Südharz gedacht. Die Rehe aus dem Schutzbezirk Ilefeld (aus dem 5jährigen Gesamtabschuß berechnet) wiegen D (58) 16,2 kg, Max. D (10) 18,5 kg, die aus dem Schutzbezirk Birkenmoor wiegen D (25) 15,3 kg, Max. D (10) 16,5 kg. Der Schutzbezirk Ilefeld stockt auf Porphyrit, dem bis 7% CaO zukommt, wogegen Birkenmoor auf sehr kalkarmem Grauwacken-Verwitterungsboden liegt. Die jagdliche Behandlung ist bei gleicher Leitung natürlich gleich, ebenso sind keine klimatischen Unterschiede vorhanden. Es mag sein, daß durch die Verschiedenheit des Untergrundes der Unterschied im

Rehgewicht bedingt ist, der ja für Max. D (10) gar nicht unbedeutend erscheint (über 12%).

Ähnlich sind im Gebiet der Oberförsterei Dassel mit dem Hauptteil des Reviers, den auf Buntsandstein gelegenen vier Schutzbezirken des Solling, die Schutzbezirke „Amtsberge“ auf Kalk und „Elfaß“, auch teilweise auf Kalk, vereinigt. Während in jenen ersteren das Höchstgewicht der Böcke in den Jahren 1910—1914 17,6 kg nicht überschreitet, finden wir in dem letzteren Höchstgewichte von 19 und 21 kg.

Es seien hier noch einige Gebiete, die nicht so eng zusammenliegen, verglichen, unter Zugrundelegung der Zahlen für Max. D (10):

kg	
20,8	Steinheim (Alb). Jurakalk.
20,1	Bermaringen (Alb). Jurakalk.
um 20	Klein-Engstingen (Alb). Jurakalk.
18,9	Liebenzell. $^1/_3$ Muschelkalk, $^2/_3$ Buntsandstein.
18,8	Bischbrunn (Spessart). Buntsandstein, viel Kulturland.
18,5	Ilefeld (Harz). Porphyrit (vgl. oben).
17,8	Soonwald (Hunsrück). Taunusquarzit und Tonschiefer
17,3	Lohr (Spessart). Buntsandstein.
17,2	Langenbrand (Schwarzwald). Buntsandstein.
16,5	Ilefeld (Harz). Grauwacke.
16,0	Freudenstadt (Schwarzwald). Buntsandstein.
15,7	Heideck (Mittelfranken). Keupersand.
14,0	Enzklösterle (Schwarzwald). Buntsandstein.

Die aus anderen Gebieten, dem Hunsrück, Spessart, Mittelfranken und dem Harz stammenden Durchschnittszahlen ordnen sich zwischen die uns schon bekannten württembergischen Forstbezirke in einwandfreier Weise ein. Daß bei der Entfernung zwischen Harz und Schwarzwald klimatische Einflüsse schon wirksam sein könnten, wurde oben erwähnt.

Dagegen lassen sich mit dem Soonwald sehr wohl die Gegenden von Merzig a. d. Saar, das von dort in der Luftlinie etwa 75 km entfernt liegt, und von Moyenoeuvre in Lothringen (15 km NNW von Metz) vergleichen. Während im Soonwald auf kalkarmem Untergrund Max. D (10) nur 17,8 beträgt, wird für Merzig (Muschelkalk und Diluvium) der Durchschnitt der Sechserböcke über 20 kg und ein Höchstgewicht von 26 kg angegeben (in: D. Jäger-Ztg., Jg. 60, No. 35, p. 540), und in Moyenoeuvre, auf tiefgründigem Lehm und Muschel-

kalk, haben brave Böcke 22—23 kg und von den jährlich geschossenen 35 Böcken wiegen etwa 10 % über 25 kg; allerdings unter sorgfältiger Pflege (v. Dombrowski).

Einige weitere Gegenüberstellungen entnehme ich dem Aufsatz v. Dombrowski's (1890, p. 302). In dem königlichen Forst Selzerthurm am Nordwestabhang des Solling auf Buntsandstein werden die Böcke nie über 20 kg schwer; v. Dombrowski gibt Max. D (7) 16,9 kg an, der Durchschnitt des 5jährigen Gesamtabschusses beträgt D (153) 14,7 kg (vgl. oben S. 28). In den Vorbergen jedoch „tritt Muschelkalk zutage, und dort ist das Gewicht und die Gehörnbildung der Böcke ungleich besser". Aus Hessen berichtet v. Dombrowski: in den Oberförstereien Hainbach, Maulbach und Niederohmen auf tiefgründigem Basaltboden erreichen starke Böcke bis 24 kg, im einzelnen führt er an D (11) 19,1 kg; vom Vogelsberg (Oberförstereien Oberwald, Odenhausen, Reißkirchen), ebenfalls auf Basalt, verzeichnet er D (7) 20 kg; dagegen auf dem Sandboden von Mörfelden und Langen bleiben die Böcke schwach D (16) 17,2 kg. Basalte enthalten 9—12 % CaO.

Für den günstigen Einfluß des Kalkbodens spricht auch die glänzende Entwicklung des Rehwildes in Kärnten und Krain. v. Dombrowski gibt dieser Ansicht an mehreren Stellen Ausdruck; er betont den „Einfluß des Karstkalkes, der nahezu überall zutage tritt" (p. 299); auf dem Kalkboden der Herrschaft Schneeberg in Krain konnte sich ein Höchstgewicht von 36 kg entwickeln (p. 300). Kärnten „erfreut sich wenigstens qualitativ unter den Alpenländern wohl der besten Rehbestände, dem Gewichte wie der Gehörnstärke nach". Von dem Uskoken-Gebirge an der Grenze von Krain gegen Kroatien berichtet v. Gagern ein Höchstgewicht von 34 kg bei einem Durchschnitt der Böcke D (x) 23—25 kg; aus dem kroatischen Karst verzeichnet er ein Höchstgewicht von 35,5 kg. Auch er mißt dem Kalk große Bedeutung für solche Leistungen bei (vgl. oben S. 205).

Die angeführten Beispiele bieten eine Menge von Belegen dafür, daß unter sonst gleichen Bedingungen, vor allem des Klimas und der jagdlichen Behandlung, die Rehe in bestimmten Bezirken besser gedeihen als in anderen. Die Bezirke verhalten sich im allgemeinen verschieden, je nach der Beschaffenheit des Untergrundes. Von den hier in Betracht kommenden Böden sind kalkarm: Granit, Quarzit, Schiefer, Grauwacke, Sandsteine (Buntsandstein, Schilf- und Stubensandstein, Hilssandstein), Tone; dagegen sind kalkreich vor allem die Kalksteine vom Muschelkalk, Jura und Kreide, Dolomit, Anhydrit,

ferner Löß und Basalt. Das Rehwild erscheint insofern abhängig vom Untergrund, als im allgemeinen Kalkreichtum des Bodens sein Gedeihen fördert, Kalkarmut aber ungünstig einwirkt.

Die Hirsche liefern uns für unsere Darlegungen nur wenige Beiträge. Ihr Dasein steht, wenigstens in Deutschland, weit mehr unter der Obhut des Menschen als das der Rehe, und damit wird, wie schon oben (S. 215) besprochen, ihre Abhängigkeit vom Boden sehr verschleiert und die Vergleichbarkeit der Gebiete beeinträchtigt.

Es seien hier hauptsächlich die drei eingesprengten Hirschvorkommen in Württemberg aufgeführt, von denen zwei, im Schwarzwald und im Aalbuch, sich keiner besonders eingreifenden jagdlichen Pflege durch Blutauffrischung und Winterfütterung erfreuen, während das dritte, im Schönbuch, erst seit dem Regierungsantritte König Wilhelms II, 1891, in gründliche pflegliche Behandlung genommen worden ist. Die Hirsche des württembergischen Schwarzwaldes mit seinem Buntsandsteinboden haben, wie die dort stehenden Rehe, ein niedriges Gewicht, jagdbare Hirsche D (15) 96,6 kg; das Höchstgewicht beträgt 110 kg. Dagegen wurden in der Gegend von Leonberg (Muschelkalk) Hirsche geschossen, die doch nur Ableger des Schwarzwaldbestandes sein dürften, mit Gewichten von 180 und 210 kg. Der Schönbuch hat Keuperboden, dem häufig Schollen von schwarzem Jura aufgelagert sind; dort wird D (10) 123,4 kg als Hirschgewicht verzeichnet (PFIZENMAYER). Im Aalbuch (Alp) steht noch ein kleiner aussterbender Rest von Rotwild, das hier, auf dem Jurakalk, der wenigstens an den Hängen überall vorhanden ist, stärker wird als im Schönbuch und Schwarzwald; wir haben hier nach PFIZENMAYER ein Gewicht von D (5) 128 kg, ja nach brieflicher Mitteilung von Forstmeister GOTTSCHICK (Steinheim) erreichte ein starker Hirsch hier das Höchstgewicht von über 150 kg. Also wird auch hier, trotz der Verkümmerung infolge versprengten Vorkommens, die Einwirkung des Kalkuntergrundes im Aalbuch bemerkbar. Das Schönbuchwild, das früher dem des Aalbuchs nahe kam, ist jetzt freilich durch starkes Füttern und sportliche Behandlung besser geworden.

Ähnliche Verhältnisse finden wir beim Rotwild in den Reichslanden. Während auf der Grauwacke von Schirmeck (Vogesen) das Gewicht jagdbarer Hirsche mit D (10) 105,1 kg gering bleibt, ist für Lützelhausen im nördlichen Elsaß, wo neben Buntsandstein auch Muschelkalk und Wellenkalk vorhanden sind, D (6) auf 119 kg und in St. Quirin in Lothringen (oberer Buntsandstein und Wellenkalk)

D (14) auf 122,4 kg anzusetzen. Damit könnte man auch das Gewicht der Hirsche vom Soonwald (Hunsrück) vergleichen; hier, auf sehr kalkarmem Untergrunde (Taunusquarzit und Tonschiefer), beträgt das Gewicht jagdbarer Hirsche wiederum nur D (27) 106,6 kg. Freilich ist mir nicht bekannt, wie weit an dem höheren Gewicht in Lützelhausen und St. Quirin etwa eifrige Hege beteiligt ist.

Schließlich sei nun noch darauf hingewiesen, daß die schottischen und norwegischen Hirsche, die auf Urgestein stehen, wesentlich kleiner bleiben als die schwedischen Hirsche in Süd-Schonen, wo sie Jura- und Kreideuntergrund bewohnen, obschon diese ebenso wie jene nur versprengte Vorkommen darstellen. Gewichte für die schottischen und norwegischen Hirsche wurden schon oben (S. 217) angegeben. Der Größenunterschied zwischen der norwegischen und der schwedischen Rasse wird durch die ungleiche Größe des Schädels genügend gekennzeichnet; nach Lönnberg (1905) ist die Basallänge des Schädels bei den norwegischen Hirschen geringer als 310 mm; nur ein ausnahmsweise großer Schädel erreicht 352 mm. Von Schädeln schottischer Hirsche (Zehnender) gibt Lönnberg die Basallängen zu 311 und 319 mm an. Dagegen ist die Basallänge des Schädels beim schwedischen Rotwild größer als 325 mm; ein besonders großes Stück mißt 373 mm. Wenn man also entsprechende Schädelmaße von Stücken ähnlichen Alters und gleichen Geschlechts vergleicht, so sind die der schwedischen Rasse größer, wennschon die Ausmaße des Schädels eines sehr alten norwegischen Hirsches größer sein können als die eines jungen schwedischen Hirsches oder eines Tieres. Die Unterscheidung des norwegischen Rotwildes als besonderer Rasse *(C. elaphus atlanticus)* von dem schwedischen *C. elaphus elaphus*, wie sie Lönnberg auf Grund von Schädelmerkmalen vornimmt, hat mit den Größenverhältnissen nichts zu tun; diese können innerhalb der Rassen wechseln.

Wenn es aus den angeführten Vergleichszahlen wahrscheinlich wird, daß die chemische Beschaffenheit des Untergrundes mit dem Gedeihen des Rehwildes (und Rotwildes) ursächlich verknüpft ist, daß insbesondere kalkhaltiger Boden diese Entwicklung günstig beeinflußt, so erhebt sich die Frage, welcher Art dieser Zusammenhang ist. Zweifellos nehmen die Rehe jene Stoffe des Bodens, die die ihnen zugute kommen, nicht unmittelbar auf. Zwar gibt es an manchen Orten Stellen, an denen das Wild natürliche Salzlecken findet und sich durch unmittelbare Aufnahme Bestandteile des Bodens

aneignet; aber das ist bei weitem nicht die Regel, sondern eine seltene Ausnahme. Die Einführung der Bodensalze geschieht durch Vermittlung der Pflanzennahrung; mit den organischen nimmt das pflanzenfressende Tier auch die anorganischen Stoffe, deren es bedarf, auf diesem Wege auf.

Von diesen anorganischen Stoffen sind manche im allgemeinen überall in genügender Menge vorhanden, z. B. Kalium, Natrium, Eisen, und stehen den Pflanzen reichlich zur Verfügung; andere dagegen kommen stellenweise in großen Massen, an anderen Stellen recht spärlich vor, wie der Kalk. Schließlich ist einer der wichtigsten anorganischen Stoffe für den Aufbau des Pflanzen- und Tierkörpers, die Phosphorsäure, überall nur in geringen Mengen vorhanden; der durchschnittliche Phosphorgehalt der Erdkruste beträgt 0,09 %. Am reichlichsten ist die Phosphorsäure in manchen Basalten mit 1,4 % vertreten. Die Pflanze sammelt die Phosphorsäure aus dem Untergrund auf, wie etwa der Blasentang das Iod oder der Octopus das Kupfer für seinen Blutfarbstoff aus dem Meerwasser oder wie die Bachperlmuschel den Kalk aus dem weichen Wasser der Urgebirgsbäche.

Der Phosphorsäuregehalt der Pflanzenteile ist im allgemeinen gleichmäßig und schwankt innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen im gleichen Teil der gleichen Pflanzenart. Anders der Kalk. Die Schwankungen im Kalkgehalt (CaO) können innerhalb derselben Pflanzenart sehr bedeutend sein. Sie betragen nach Wolff bei Wiesenheu 6,0—40,1 % der Reinasche, bei Buchenblättern im August 18,3—41,9 %, bei Fichtennadeln 10,4—33,0 %, bei den Blättern verschiedener Laubhölzer 29,3—61,1 % der Reinasche. Zwischen Mindest- und Höchstgehalt sind hier sehr große Schwankungen vorhanden; der Höchstgehalt macht oft das 3—4fache, ja (beim Wiesenheu) mehr als das Sechsfache des Mindestgehaltes aus.

Solche Schwankungen gehen aber Hand in Hand mit dem wechselnden CaO-Gehalt des Bodens, auf dem die Pflanzen gewachsen sind. Ich entnehme aus Wolff's Aschenanalysen eine Reihe von Kalkgehaltsbestimmungen junger Kiefern (Saatschulpflanzen). CaO ist enthalten in Prozenten

	5jährig	2jährig	2jährig	5jährig	4jährig
in der Pflanze:	11,85	13,68	17,76	31,54	37,54
im Boden:	0,15	0,96	0,96	3,15	6,64

Die Blätter einer Kastanie von Silikatboden enthalten 45,37 % CaO, die einer solchen von sehr kalkreichem Boden dagegen 74,55 % CaO in der Asche.

Die Schwankungen des Phosphorsäuregehalts der Pflanzen bewegen sich überhaupt in viel engeren Grenzen. Nach Wolff schwankt der Gehalt an CaO und P_2O_5 in 100 Teilen Reinasche zwischen folgenden Grenzwerten, deren gegenseitiges Verhältnis ich in ( ) beisetze:

Winterweizen, Körner CaO	1,12— 9,51	(1:8,5)
Winterroggen, „	2,12— 6,00	(1:2,8)
Winterroggen, Stroh	4,12—15,15	(1:3,6)
Gerste, Körner	1,55— 7,46	(1:4,8)
Wiesenheu	6,04—40,06	(1:6,6)
Erbse, Körner	1,78— 6,77	(1:3,8)
Wicke, grüne Pflanze	23,08—41,73	(1:1,8)
Rotklee	10,01—64,37	(1:6,4)
Buchenblätter	18,31—41,86	(1:2,3)
Winterweizen, Körner P_2O_5	40,18—53,74	(1:1,3)
Winterroggen, „	43,26—50,87	(1:1,17)
Winterroggen, Stroh	3,22 —12,74	(1:4)
Gerste, Körner	33,36—45,95	(1:1,37)
Wiesenheu	3,75—13,61	(1:3,63)
Erbse, Körner	26,18—41,11	(1:1,57)
Wicke, grüne Pflanze	7,02—13,71	(1:1,9)
Rotklee	6,50—11,85	(1:1,8)
Buchenblätter	5,81—12,60	(1:2,16)

Der Einfluß des Gehaltes an Kalk und Phosphorsäure in der Nahrung der Säuger ist aber nach den Erfahrungen der Landwirte und den Versuchen der Ernährungsphysiologen gut bekannt. Zu geringer Gehalt des Heues an diesen Stoffen führt zu einer Erkrankung, die als Knochenbrüchigkeit bekannt ist. Sie besteht in einer Störung des Kalkstoffwechsels mit Erweichung, mannigfaltigen Verkrümmungen und nicht selten auch Brüchen von Knochen, besonders bei Rindern. Diese Krankheit kommt in Gegenden mit sehr kalkarmem Boden zeitweise, besonders in trockenen Jahren, enzootisch vor, z. B. im westlichen Schwarzwalde, im sächsischen Erzgebirge, in Norwegen. Das ungesunde Heu, dessen Verfütterung die Veranlassung zu der Erkrankung gibt, zeigt ungenügenden Gehalt an

CaO und P_2O_5; während in gutem Wiesenheu in 100 Teilen Reinasche 11,15 CaO und 4,96 P_2O_5 enthalten sind, ist dieses Verhältnis im Durchschnitt von 6 Analysen ungesunder Heuproben 4,58 CaO: 1,95 P_2O_5. Das Verhältnis von CaO:P_2O_5 ist beim gesunden und beim ungesunden Heu beinahe dasselbe 1:0,445 bzw. 1:0,425. Aber die absolute Menge dieser beiden Stoffe ist zu gering. In anderen Fällen kann es lediglich der Kalkgehalt sein, der schwankt. So fand nach Hutyra u. Marek (p. 971 f.) Germain in 100 Teilen Heu einer Knochenbrüchigkeitsgegend nur 2,7 Teile Kalk, in einem andern Heu von guter Beschaffenheit 24,05 Teile Kalk; Phosporsäure enthielten beide Heugattungen in gleicher Menge. „Ja zuweilen scheint auch die Kalkarmut des Trinkwassers von Bedeutung zu sein. So sah Kasparek das Verschwinden der stationär gewordenen Krankheit in einem Gute nach Einführung eines harten Trinkwassers" (Hutyra u. Marek). Allerdings ist es nicht sicher nachgewiesen, ob die mangelhafte Kalk- (und Phosphorsäure-) Zufuhr unmittelbar die Ursache der Knochenbrüchigkeit ist; es ist auch die Annahme laut geworden, daß diese Krankheit infektiösen Ursprungs sei und Kalkmangel nur dafür prädisponiere. Wie dem auch sei, zo zeigt sich hierin doch die Wichtigkeit des Kalkes für das Gedeihen der Säugetiere.

Auch experimentell ist die Frage von der Bedeutung des Kalkes für die Ernährung der Säuger vielfach untersucht worden. E. Voit hat nachgewiesen, daß bei kalkarmem Futter alle Organe (Leber, Muskeln, Blut, Gehirn, Knochen) an dem Kalkmangel Anteil haben. Er fand als Wirkung kalkarmer Ernährung Verkrümmungen der Knochen, Veränderungen in ihrem feineren Bau, Anschwellungen der Gelenke, kurz Erscheinungen ähnlich denen, wie sie bei Rhachitis auftreten.

Nun ist ja in den vegetabilen Nahrungsmitteln, soweit es nicht Samen sind, CaO in weitaus größerer Menge vorhanden als P_2O_5 (vgl. S. 33), während in die Zusammensetzung des Körpers Kalk in nahezu gleicher Menge eingeht, z. B. bei einem erwachsenen Rind von 350 kg 7700 g CaO und 7000 g P_2O_5 (Kellner, p. 458). Aber es ist sehr wahrscheinlich, daß der Kalkgehalt der Pflanzennahrung und ihr Phosphorsäuregehalt nicht gleichmäßig ausgenutzt werden. Jedenfalls ist nachgewiesen worden, daß die Ausnutzung der Phosphorsäure aus dem verfütterten Dicalciumphosphat dadurch erhöht werden kann, daß der Nahrung Kalk zugesetzt wird (Kellner, p. 375). Es

wird also bei reichlich vorhandenem Kalk auch die Phosphorsäure besser resorbiert.

Für das Kalkbedürfnis der Tiere, die zeitweise eine kalkarme Nahrung erhalten haben, führt Lichtenstein ein treffliches Beispiel aus Süd-Afrika an (1812, 2. Teil, p. 568 f.): „Die Kolonisten machten mich auf eine eigene Erscheinung an den halbkrank wieder mit zurückgekommenen Ochsen aufmerksam. Diese nämlich suchten überall zerstreut liegenden verwitterten Knochen auf und käuten daran stundenlang, wie es schien mit großem Behagen, besonders bei Nacht oder wenn sie sich sonst zum Wiederkäuen hinlegten. Wir hatten dies schon auf der Reise bemerkt und hörten hier, daß das afrikanische Rindvieh dies oft tue, wenn es von einer Weide plötzlich auf eine andere getrieben werde, besonders aber, wenn es von süßer Weide auf saure Felder komme." Saures Gras ist, wie durch Analysen nachgewiesen ist, verhältnismäßig kalkarm.

Neumeister's Erfahrungen an dem Wild in den Tharandter Wäldern zeigen, wie die Kalkarmut des Bodens den Wildstand nachteilig beeinflußt und Fütterung mit besserer Nahrung da Abhilfe schafft. In dem Waldheu aus drei Kulturen des Tharandter Reviers kam im Durchschnitt auf 1 Teil P_2O_5 0,7 Teile Kalk; in gesundem Heu ist dieses Verhältnis 1 : 2,24. „Der auffällige Mangel dieses Waldheus an Kalk geht parallel mit dem außergewöhnlich geringen Kalkgehalt der Fichtenrinde und der Kalkarmut des Bodens" (p. 10). Durch Fütterung mit Eichenlaub, das besonders in den späteren Monaten des Jahres reicheren Kalkgehalt hat, und von phosphorsaurem Kalk wurde dem Übelstand wirksam begegnet. Das Wild ist seitdem viel gesünder, wird stärker und setzt sich besser als früher auf. Fallwild kommt nur noch ganz selten vor."

In der freien Natur ohne das fürsorgliche Eingreifen des Menschen würden sich solche Verhältnisse von selbst in anderer Weise regeln. Entweder würde das kränkelnde Wild solcher Gegenden von seinen Verfolgern (Wölfen, Luchsen) bald ganz ausgerottet werden, oder aber es muß sich anpassen. Wie eine solche Anpassung an geringere Kalkzufuhr geschehen kann, scheint mir aus den Versuchen E. Voit's hervorzugehen. Bei seinen Fütterungsversuchen mit sehr kalkarmer Nahrung bei jungen Hunden, die zu verschieden großen Rassen gehören, beobachtete dieser, daß die Tiere von kleinen Rassen, die verhältnismäßig langsamer wachsen, durch den Kalkmangel viel weniger geschädigt werden als solche von großen Rassen. Er folgert: (p. 107) „Kalkarmut vermag . . . um so leichter einzutreten, je

größer die Rasse des Tieres ist oder vielmehr, je schneller das Wachstum derselben vor sich geht. Ein Nahrungsmittel, das für den kleinen wachsenden Organismus den Bedarf an Kalk deckt, kann für den größeren nicht mehr hinreichen, da der letztere nicht proportional seinem Wachstum größere Mengen des Nahrungsmittels aufnimmt, weshalb er verhältnismäßig weniger Kalk enthält. Eine größere Rasse bedarf eines verhältnismäßig kalkreicheren Futters.“ So läßt sich vielleicht die geringere Größe des Rehwildes in kalkarmen Gebieten einfach als eine Anpassung an den geringeren Kalkgehalt der Nahrung erklären.

Die Stärke des Rot- und Rehwildes wird also durch das Zusammenwirken mehrerer voneinander unabhängiger Einflüsse bedingt, die im gleichen Sinne zusammenarbeiten oder aber auch einander schwächend sich entgegenwirken können; das sind die klimatischen Verhältnisse einerseits, die chemische Beschaffenheit des Untergrundes (Reichtum an Kalk und Phosphorsäure) andererseits. Dazu kommt als dritter noch bei Eingreifen des Menschen die jagdliche Pflege. Ein Entgegenwirken jener beiden ersten Einflüsse findet sehr häufig dadurch statt, daß unsere Mittelgebirge allermeist kalkarm sind. Während die klimatischen Bedingungen, das starke Heruntersinken der Temperatur im Winter, die Wüchsigkeit des Wildes fördern sollte, wirkt die Kalkarmut des Untergrundes dem entgegen. Kalkgebirge aber, wie die schwäbische Alb, die krainischen und kroatischen Gebirge, oder sonst Gebirge mit günstigem Untergrund, wie der Basaltstock des Vogelberges, sind besonders günstig für das Gedeihen des Wildes. Wenn herkömmlicherweise jedoch vom Gebirgsbock und Gebirgshirsch als von kleineren Formen gesprochen wird, so beruht das darauf, daß bei der Mehrzahl unserer Gebirge allerdings infolge der Kalkarmut das Wild kleiner ist als in günstigen Bezirken, die in der Ebene häufiger sind.

Uns kam es hier darauf an, die Abhängigkeit vom Untergrund genauer zu verfolgen. Sie geschieht allerdings durch Vermittelung der Äsung. Aber sie ist nichtsdestoweniger doch vorhanden, und es ist nicht eine einfache Selbstverständlichkeit, derart, daß das Rehwild dort besser gedeiht, wo sein Futter besser gedeiht. Nicht die Menge des Futters, sondern dessen Beschaffenheit ist für das Gedeihen der Rehe bedingend; sonst müßten diese in den wildarmen Harzbezirken wie Andreasberg, Torfhaus u. a. (vgl. oben p. 27) bei besonders reichlicher Äsung besonders groß werden. Kalkarme Futterpflanzen können als Pflanzen völlig gesund sein und erfolgreich mit anderen

in Wettbewerb stehen (abgesehen von solchen Arten, die ein besonders hohes Kalbbedürfnis haben); aber für das pflanzenfressende Säugetier können sie doch unzuträglich sein.

Ob eine solche Abhängigkeit nur bei größeren Pflanzenfressern besteht (unter Annahme der Erklärung Voit's) oder auch für kleinere gilt, z. B. Hasen, Eichhörnchen, Mäuse, das wäre noch zu untersuchen. Es sind für solche Tiere bisher Gewichtsangaben nirgends in reichlicherem Maße gemacht worden, und es wird sich erst durch lange und geduldige Sammlung von Tatsachen ein Ergebnis erhalten lassen. Sollte für kleinere Tiere eine solche Abhängigkeit nicht bestehen, dann würde auch die Wahrscheinlichkeit geringer, daß sich ein Einfluß der chemischen Beschaffenheit des Untergrundes an den Raubtieren wie Fuchs oder Marder nachweisen ließe. Die kleinen Beutetiere wären dann für die Raubtiere Kalksammler.

Zum Schluß dieser Untersuchung möchte ich darauf hinweisen, wie wichtig es für mancherlei Erwägungen und Folgerungen ist, von möglichst vielen Tieren die Gewichte zu kennen. Der Systematiker bekommt seine Tiere meist erst in einem Zustande in die Hand, daß er sich mit dem Nehmen von Maßen für ihre Kennzeichnung begnügen muß. Der Sammler aber sollte ja nicht versäumen, das Körpergewicht festzustellen, und zwar mit aller Genauigkeit, unter Abzug etwaiger größerer Mengen von Darm- und Blaseninhalt und Beifügung von Ernährungszustand und Datum. Es wäre schon von Wert, solche Angaben für unsere kleineren Jagdtiere aus verschiedenen Gegenden lückenlos zu haben: für Hase, Fuchs, Dachs, Marder, Auer-, Birk- und Haselwild. Solche Fragen z. B. wie die große Variabilität des Mauswiesels, auf die Pohl hingewiesen hat, sollten nicht bloß mit dem Maßstab, sondern auch mit der Wage in Angriff genommen werden.

Die Ergebnisse unserer Untersuchung sind schließlich auch geeignet zur Bestätigung und Stütze von Röse's überaus wichtigen Befunden über den Einfluß der Härte des Trinkwassers auf den Menschen: nicht nur die Gesundheit der Zähne, sondern das Gedeihen des Menschen überhaupt hängt auf diese Weise zusammen mit der Scholle, auf der er lebt.

Bonn, im September 1918.

Literaturverzeichnis.

Allen, Joël A., 1876, Geographical variation among North American Mammals, especially in report to size, in: Bull. U. S. geological and geogr. Survey Territories, Vol. 2, p. 309—344.

—, 1877, The influence of physical conditions in the genesis of species, in: Radical Revue, Vol. 1, p. 108—140. Abdruck davon in: Ann. Report Smithsonian Institution, 1905, p. 375—402.

Andreä, Edgar, 1894, Geschichte der Jagd im Taunus, Neudamm.

Bergmann, Carl, 1848, Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe, in: Göttinger Studien, 1847, 116 S.

v. Boetticher, Hans, 1915, Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Klima und Körpergröße der homöothermen Tiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 40, Syst., p. 1—56.

Brehm's Tierleben, 4. Aufl, Die Säugetiere. Neu bearb. von L. Heck und M. Hilzheimer, Vol. 4, Leipzig 1916.

Collett, R., 1909, Hjorten in Norge (Cervus elaphus atlanticus) nogle biologiske Meddelelser, in: Bergen. Mus. Aarbog, 1909, No. 6, 31 S.

Cornelius, R., 1911, Der Tierkörper und die Scholle, Prenzlau, in: Flugschr. Deutsch. Ges. Züchtungskunde, No. 9.

v. Dombrowski, E., 1889, Über die Geweihbildung der Rothirsche der Gegenwart in den verschiedenen Teilen Mitteleuropas, in: Weidmann, Vol. 20.

—, 1896, Die Gehörnbildung des Rehbocks der Gegenwart in allen Teilen Mitteleuropas, ibid., Vol. 21, 22, 23.

v. Gagern, F., 1918, Jagdliches von der alten Militärgrenze, in: Deutsche Jäger-Ztg., Vol. 71, Nr. 33ff.

Geyer, D., 1909, Die Weichtiere Deutschlands, Stuttgart.

Grevé, Carl, 1903, Die geographische Verbreitung des Rehes (Cervus capreolus L.), in: Korr.-Bl. Naturf.-Ver. Riga, Vol. 46, p. 112 bis 125.

Hutyra, F. und J. Marek, 1913, Spezielle Pathologie und Therapie der Haustiere, Vol. 1, 4. Aufl., Jena.

Kellner, O., 1906, Die Ernährung der landwirtschaftlichen Nutztiere, 2. Aufl., Berlin.

Klatt, B., 1913, Bericht über eine Reise nach Eritrea, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 327—361.

Kobelt, W., 1871, Fauna der nassauischen Mollusken, Wiesbaden.

Lanz, 1916, Jagd, in: Württemberg unter der Regierung König Wilhelms II., herausg. von Bruns, Stuttgart 1916, p. 969.

Lehmann, O., 1891, Das Kamel, seine geographische Verbreitung und die Bedingungen seines Vorkommens, Weimar (Sonderdruck aus: Kettler's Ztschr. wiss. Geogr.).

Lichtenstein, Hinrich, 1812, Reisen im südlichen Afrika in den Jahren 1803, 1804, 1805 u. 1806, Berlin.

Lönnberg, Einar, 1905, On the geographical races of red dear in Scandinavia, in: Ark. Zool., Vol. 3, No. 9.

Martenson, A., 1912, Das Haarwild Rußlands, 2. Aufl., Neudamm.

v. Middendorf, A., 1867—1874, Sibirische Reise, Vol. 4, 2. Abt.

v. Mojsisovics, A., 1886, Biologische und faunistische Beobachtungen über Vögel und Säugetiere Südungarns und Slavoniens, 1884—1885, in: Mitt. naturw. Ver. Steiermark, Jg. 1885, p. 109—204.

Neumeister, M., 1891, Laub- und Kalkfütterung des Edel- und Rehwilds. Tharandt.

Pfannkuchen, 1918, Das Gewicht des Rehwilds, in: Deutsch. Jäger-Ztg., Vol. 71, No. 14, p. 155.

Pfizenmayer, W., 1890, Die Geweihbildung der Rothirsche und Rehböcke Württembergs, in: Waidmann, Vol. 21, p. 19.

Pohl, Lothar, 1908, Zur Naturgeschichte des kleinen Wiesels (Ictis nivalis L.), in: Zool. Anz., Vol. 33, p. 264—267.

v. Raësfeld, F., 1906, Das Rehwild, Berlin.

—, 1911, Das Rotwild, 2. Aufl., Berlin.

Röse, C., 1908, Erdsalzarmut und Entartung, Berlin, in: Deutsch. Monatsschr. Zahnheilk., 1908.

Schäff, Ernst, 1907, Jagdtierkunde, Berlin.

Stresemann, E., Über die Formen der Gruppe Corvus coronoides Vig. u. Horsf., in: Verh. ornithol. Ges. Bayern, Vol. 12, p. 277 bis 304.

Voit, Erwin, 1880, Über die Bedeutung des Kalks für den tierischen Organismus, in: Ztschr. Biologie, Vol. 16.

Wolff, E., 1871, Aschen-Analysen von landwirtschaftlichen Produkten, Berlin.

—, 1880, Aschen-Analysen von land- und forstwirtschaftlichen Produkten, 2. Teil, Berlin.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift

Begründet von **H. Potonié.**

Herausgegeben von **Prof. Dr. H. Miehe, Berlin.**

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Preis: vierteljährlich (= 13 Nummern) M. 12.50.
Zu beziehen durch jede Buchhandlung, Postanstalt oder vom Verlag.

Inhalt der Nr. 7 vom 13. Februar 1921 (Bd. 36):

Wind und Wetter als Feldwirkungen der Schwerkraft. (Mit 5 Abb.) Von Dr. phil. H. Fricke. — **Über das Vorkommen der Ziesels in Sachsen.** (Mit 1 Abb.) Von Rud. Zimmermann. — **Einzelberichte:** Zinkblende im Basalt des Bühls bei Kassel. Von W. Eitel. — Limilus, ein zum Wasserleben übergegangener Arachnide? Von J. Versluys. — Beobachtungen der „Vogelwarte Noordwijk aan Zee". Von G. A. Brower u. Jan Verwey. — Das Ende des Wisents. Von R. Zimmermann. — Das Problem der Zyanophyzeenzelle. Von O. Baumgärtel. — Die Nahrung der am Wasser lebenden Vögel. (Mit 3 Abb.) Von W. Schuster. — Die Bedeutung einer anthropologischen Untersuchung der Jugend. Von R. Martin. — Weshalb ist die Hirnrinde gefaltet? Von C. U. Ariens-Kappers. — **Bücherbesprechungen.** — **Literatur.**

Inhalt der Nr. 8 vom 20. Februar 1921:

Das Problem der Wirtswahl bei den parasitischen Pilzen. Von Dr. Fritz Kobel (Bern). — **Die Birotationstheorie.** Von Hans Passarge (Königsberg i. Pr.) — **Einzelberichte:** Der positive Spitzenstrom. Von M. Weth. — Restitution des Auges nach Exstirpation von Retina und Linse bei Tritonen. Von H. Wachs. — Der Ursprung des Menschengeschlechts. Von Hilzheimer. — Der Sumpfzypressenwald in Florida. Von Eugen Bracht. — **Bücherbesprechungen.** — **Literatur.**

Inhalt der Nr. 9 vom 27. Februar 1921:

Pflanzen als Wetterpropheten. (Mit 2 Abb.) Von K. Goebel. — **Der Holunder** (Sambucus nigra) **in der Volkskunde.** Von Dr. Heinrich Marzell, Gunzenhausen (Bayern). — **Einzelberichte:** Untersuchungen von Metallen mittels Röntgenstrahlen. Von S. Nishikawa und G. Asahara. — Untersuchungen über Osmose. Von C. v. Wisselingh. — Eigenartige Form des Parasitismus. Von H. Burgeff. — Zweck des Tragens von Nasen-, Lippen- und Wangenflöcken. Von L. Cohn. — Über die Radioaktivität aller Elemente. Von Hoffmann. — Die Kristallstruktur einiger Karbonate der Calcitgruppe. Von R. W. G. Wyckoff. — **Bücherbesprechungen.** — **Literatur.**

Inhalt der Nr. 10 vom 6. März 1921:

Deszendenzprobleme, erörtert am Fall der Steinheimer Planorben. (Mit 3 Abb.) Von M. Rauther, Stuttgart. — **Einzelberichte:** Blastogener Hermaphroditismus. Von Karstedt. Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. Von Klebs. — Einflüsse des Klimas auf die Gesundheit. Von C. Dorna. — Neue Farbenreaktionen zur Unterscheidung der Pilze. J. Barlot. — Solarisationserscheinungen (Umkehrerscheinungen) in photographischen und röntgenographischen Aufnahmen. Von B. Walter. — Spiropterakrankheit bei Vögeln. Von Reuter. — Geologie der Schollen in schlesischen Tiefengesteinen. Von R. Cloos. — Körpermängel in den vereinigten Staaten von Amerika. Von C. B. Davenport und A. G. Love. — Neue Untersuchungen über die Aufnahme von Stoffen in die Zelle. Von Tröndle. — **Bücherbesprechungen.** — **Literatur.**

Diese Zeitschrift bietet eine Uebersicht über die neueren Forschungsergebnisse, Erscheinungen und Bewegungen auf dem Gebiete der Naturwissenschaften. — Sie ist für den grossen Kreis der naturwissenschaftlich Gebildeten und Interessierten das geeignetste Hilfsmittel, um mit den Naturwissenschaften in steter und enger Berührung zu bleiben und an ihren Fortschritten und neuen Ideen teilzunehmen. — Probenummer kostenfrei.

Die Preise sind einschliesslich des jetzigen Teuerungszuschlages des Verlags angegeben. — Für das Ausland wird ferner der vom Börsenverein der deutschen Buchhändler vorgeschriebene Valuta-Ausgleich berechnet. — Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Handbuch der vergleichenden Physiologie.

Bearbeitet von

E. Babák (Brünn), **S. Baglioni** (Rom), **W. Biedermann** (Jena), **R. du Bois-Reymond** (Berlin), **F. Bottazzi** (Neapel), **E. v. Brücke** (Innsbruck), **R. Burian** (Belgrad), **R. Ehrenberg** (Göttingen), **L. Fredericq** (Lüttich), **R. F. Fuchs** (Breslau), **S. Garten** (Leipzig), **E. Godlewski** (Krakau), **C. v. Hess** (München), **J. Loeb** (New York), **E. Mangold** (Freiburg), **A. Noll** (Jena), **O. Polimanti** (Perugia), **H. Przibram** (Wien), **J. Strohl** (Zürich-Neapel), **R. Tigerstedt** (Helsingfors), **E. Weinland** (Erlangen), **O. Weiß** (Königsberg), **H. Winterstein** (Rostock).

Herausgegeben von **Hans Winterstein** in Rostock.

In vier Bänden.

1. Band: Physiologie der Körpersäfte. Physiologie der Atmung.

1. Hälfte: **Die Körpersäfte.** Von F. Bottazzi. — **Die Bewegung der Körpersäfte.** Von E. v. Brücke. (In der Lieferungsausgabe erschienen bis S. 464.)

2. Hälfte: **Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung.** Von H. Winterstein. — **Die Mechanik und Innervation der Atmung.** Von E. Babák. (In der Lieferungsausgabe erschienen bis S. 1014.)

2. Band: Physiologie des Stoffwechsels.

1. Hälfte: **Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung.** Von W. Biedermann. Mit 465 Abbild. i. Text. (X, 1563 S. gr. 8°.) 1911. Mk 105.—, geb. Mk 165.—

Inhalt: 1. Die Ernährung der Pflanzen und ihre Beziehungen zu der der Tiere. — 2. Die Ernährung der Einzelligen (Protozoa). — 3. Die Ernährung der Spongien. — 4. Die Ernährung der Coelenteraten. — 5. Die Ernährung der Würmer. — 6. Die Ernährung der Echinodermen. — 7. Die Ernährung der Crustaceen. — 8. Die Ernährung Der Arachniden. — 9. Die Ernährung der Insekten (Hexapoda). — 10. Die Ernährung der Mollusken. — 11. Die Ernährung der Fische. — 12. Die Ernährung der höheren Wirbeltiere. — Sachregister.

2. Hälfte: **Die Sekretion von Schutz- und Nutzstoffen.** Von L. Fredericq. — **Die Exkretion.** Von R. Burian und J. Strohl. — **Der allgemeine Stoffwechsel.** Von E. Weinland. (In der Lieferungsausgabe erschienen bis S. 640.)

3. Band: Physiologie des Energiewechsels und des Formwechsels.

1. Hälfte (in zwei Teilen). Mit 544 Abbildungen im Text und 2 farbigen Tafeln. (XXII, 2041 S. gr. 8°.) 1914. Mk 196.50, geb. (in 2 Bde.) Mk 352.50

Inhalt: **Physiologie der Bewegung.** Von R. du Bois-Reymond. Mit 83 Abbild. — **Die Erzeugung von Geräuschen und Tönen.** Von O. Weiß. Mit 18 Abbild. — **Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen.** Von W. Biedermann. Mit 309 Abbild. — **Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere.** Von R. F. Fuchs. Mit 94 Abbild. — **Farbe und Zeichnung der Insekten.** Von W. Biedermann. Mit 40 Abbild. und 2 farbigen Tafeln. — Sachregister.

2. Hälfte: Mit 546 Abbildungen im Text und 1 Tafel. (XII, 1060 S. gr. 8°.) 1914. Mk 105.—, geb. Mk 183.—

Inhalt: **Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt.** Von R. Tigerstedt. Mit 13 Abbild. — **Die Produktion von Elektrizität.** Von S. Garten. Mit 69 Abbild. — **Die Produktion von Licht.** Von E. Mangold. Mit 92 Abbild. — **Physiologie der Formbildung.** Von H. Przibram. Mit 37 Abbild. — **Physiologie der Zeugung.** Von E. Godlewski. Mit 335 Abbild. und 1 Doppeltafel. — Sachregister.

4. Band: Physiologie der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung.

Mit 175 Abbildungen im Text und 3 Tafeln. (XII, 997 S. gr. 8°.) 1913. Mk 102.—, geb. Mk 180.—

Inhalt: **Die Grundlagen der vergleichenden Physiologie des Nervensystems und der Sinnesorgane.** Von S. Baglioni. Mit 57 Abbild. — **Physiologie des Nervensystems.** Von S. Baglioni. — **Die Tropismen.** Von J. Loeb. Mit 26 Abbild. — **Die niederen Sinne.** Von S. Baglioni. — **Gesichtssinn.** Von C. v. Heß. Mit 45 Abbild. und 3 Tafeln. — **Gehörsinn und statischer Sinn.** Von E. Mangold. Mit 47 Abbild.

Von diesem für alle naturwissenschaftlichen Kreise so wichtigen Handbuch liegen vollständig vor: Band II^1, III^1, III^2 und IV; es fehlen noch I^1, I^2 und II^2, die in der Lieferungsausgabe aber auch schon zum größeren Teile erschienen sind, so daß der Abschluß des großen Werkes bevorsteht. — Die Lieferungsausgabe ist erschienen bis Lieferung 48.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 38, HEFT 3

MIT 3 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Physiol., Bd. 38, 3)

Seite

Hesse, Richard, Das Herzgewicht der Wirbeltiere 243

Dewitz, J., Weitere Mitteilungen über die Entstehung der Farbe gewisser Schmetterlingkokons. Mit Tafel 7—9 365

Soeben erschien:

Die Veröffentlichungen der Verlagsbuchhandlg. Gustav Fischer in Jena während der Jahre 1914—1919

(10. Nachtrag zum Hauptkatalog von 1897.)

Zwei Teile.

Teil I: **Verzeichnis der Bücher und Zeitschriften.** 81 S. gr. 8°. Mk 1.—

Teil II: **Verzeichnis der Beiträge und Aufsätze in den Zeitschriften, Sammlungen und Lehr- und Handbüchern.** 226 S. gr. 8°. Mk 3.—

Jeder Teil enthält die Titel im Alphabet der Verfasser und wird einzeln zu obigen Preisen, die nur einen kleinen Teil der Selbstkosten darstellen, abgegeben. Der zweite Teil ist namentlich für Bibliotheken und Forscher ein wertvolles bibliographisches Hilfsmittel.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Einführung in die höhere Mathematik

für Naturforscher und Aerzte.

Von

Dr. J. Salpeter.

Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage.

Mit 153 Abbild. im Text. (XIII, 382 S. gr. 8°.) 1921. **Mk 70.—, geb. Mk 80.—**

Berliner klinische Wochenschrift, Nr. 43 vom 27. Okt. 1913: Der Verf. hat in einer originellen, vorzüglichen Weise die Differential- und Integralrechnung dargestellt und sie mit sehr zahlreichen Beispielen aus Physik, Chemie und Biologie belegt. Das Buch kann als vortrefflich gelungen bezeichnet werden und wird besonders bei denjenigen, die ein tieferes Eindringen in die Mathematik erstreben, mit großem Nutzen studiert werden; sie werden mancherlei Darstellungen finden, die wirklich anziehend und klärend wirken.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Das Herzgewicht der Wirbeltiere.

Von

Richard Hesse in Bonn.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Herbst 1903 begonnen. Die Wägungen von Wirbeltierherzen wurden die ganze Zeit hindurch, mit Ausnahme der beiden ersten Kriegsjahre, bei jeder sich bietenden Gelegenheit durchgeführt. Dadurch ist es mir gelungen, im ganzen 1380 Gewichtszahlen zusammenzubringen, und zwar kommen auf Fische 172, auf Amphibien 157, auf Reptilien 43, auf Vögel 623 und auf Säuger 385. Besonders wertvoll sind größere Reihen vom gleichen Tiere, z. B. 43 Bussarde, 48 Maulwürfe, 55 Waldmäuse, 68 Eichhörnchen. Immerhin ist die Gesamtzahl nicht bedeutend; vor allem ist es bedauerlich, daß ich von manchen Formen nur wenige, oft nur ein Stück wägen konnte. Ich habe eben genommen, was der Zufall brachte, und nur Maulwürfe, Hamster, Eichhörnchen, Sperlinge und Buchfinken verschaffte ich mir planmäßig, um größere zusammenhängende Reihen zu bekommen. Die große Anzahl von Meeresfischen konnte ich während des Winters 1906—07 in Neapel untersuchen, und ich kann nicht genug rühmen, mit welcher Zuvorkommenheit mir von der Verwaltung der Zoologischen Station, insbesondere durch den verstorbenen Dr. Salvatore Lo Bianco, das wertvolle Material meinen Wünschen entsprechend zur Verfügung gestellt wurde. Die Zahl derer, die mich sonst durch Besorgung von Tieren bei diesen Untersuchungen unterstützten und Anspruch auf meinen Dank haben, ist sehr groß. Am meisten erhielt ich von den Präparatoren an den Zoologischen Instituten der

Smithsonian Institution
MAY 21 1923
National Museum

Universität Tübingen, der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin und der Universität Bonn, † W. Förster, Viereck und G. Fendler. Von den übrigen seien besonders hervorgehoben die Herren Forstmeister Kienzle, Freudenstadt, Oberförster Dr. Hähnle, Gundelsheim, Forstmeister Kottmeier, Cöpenick, Forstmeister Ehlers, Saupark bei Springe, Privatdozent Dr. B. Klatt, Hamburg, Dr. E. Titschack, Cöln. Ihnen allen und den zahlreichen Nichtgenannten sage ich für ihre Hilfe herzlichen Dank.

Über die Art und Weise des Wägens müssen einige Worte vorausgeschickt werden.

Das Körpergewicht genau zu ermitteln ist nicht ganz einfach. Denn bei den geschossenen Tieren — und die Mehrzahl der bei den Präparatoren einlaufenden Tiere sind geschossen — geht der größere oder geringere Blutverlust ab; bei vielen kommt ein wechselnder Darminhalt hinzu. Das einwandfreie Vorgehen, wie es dal Piaz (1911) bei dem kalifornischen Sperling angewandt hat, die lebenden Tiere einige Tage ohne Futter im Käfig zu halten und sie dann durch Chloroform zu töten, ist allermeist nicht durchführbar und verbietet sich bei einer extensiven Untersuchung von selbst. Etwaige Blutverluste, die ja bei den meisten meiner Tiere vorhanden waren, mußte ich einfach unberücksichtigt lassen. Reichlicher Mageninhalt wurde, z. B. bei Raubvögeln und Eichhörnchen, stets gewogen und vom Gewicht abgezogen; der Darminhalt dagegen wurde vernachlässigt. Besonderer Fettreichtum wurde angemerkt.

Beim Feststellen des Herzgewichts ist besonders wichtig, daß stets in gleicher Weise verfahren wird. Vorbildlich dafür ist das von W. Müller (1883) angegebene Verfahren. Da es auf die Muskelmasse des Herzens ohne Bindegewebe ankommt, wird der Herzbeutel entfernt und die Gefäße an der Wurzel abgeschnitten. Das Fett habe ich belassen; gleichzeitiger Fettreichtum des Körpers mindert den so entstehenden Fehler. Ferner muß das Blut aus dem Herzen entfernt werden. Ich bin dabei so verfahren, daß ich das Herz unter fließendem Wasser sanft knetend ausdrückte, dann mit Filtrierpapier abtrocknete und mich schließlich durch Aufschneiden der Kammern überzeugte, daß keine Blutgerinnsel zurückgeblieben waren. Das Abschneiden von Herzbeutel und Gefäßen ist leichter, wenn es erst nach dem Ausdrücken des Blutes vorgenommen wird.

Bei größeren Herzen ist das alles sehr einfach. Die Schwierigkeit nimmt zu, je kleiner das Herz ist. Es ist immerhin einige Übung erforderlich, bis man die Vorbereitung der Herzen zur

Wägung gleichmäßig ausführt; vor allem habe ich zu Anfang die Entfernung der Blutgerinnsel nicht genügend durchgeführt — und Anderen mag es ähnlich gegangen sein. Daher habe ich die in den 3 ersten Monaten (Nov. 1903—Jan. 1904) genommenen Herzgewichte als nicht zuverlässig genug weggelassen.

Längeres Liegen, wie es bei den zum Ausstopfen bestimmten, oft von weither gesandten Tieren vorkommt, hat wohl auch einen Einfluß auf das Herzgewicht, den ich unberücksichtigt gelassen habe. Schußverletzung des Herzens, sofern sie nur in einem einfachen Schrotkanal besteht, gestattet immerhin, eine untere Gewichtsgrenze anzugeben. Ich habe in solchen Fällen in meinen Listen das Herzgewicht mit vorgesetzten $>$ geschrieben, z. B.: $>$ 6,65 g.

Das Wägen der Herzen habe ich bei kleinen Herzen bis auf cg und selbst mg, bei größeren nur bis auf dg genau durchgeführt. Die Körpergewichte größerer Tiere wurden bis auf g, die kleinerer bis auf dg, selten cg genau genommen.

Immerhin werden sich, wenn nach diesen Vorschriften verfahren wird, bei verschiedenen Untersuchern leicht kleine Unterschiede in den Wägeergebnissen einstellen — von den individuellen Verschiedenheiten der gewogenen Stücke abgesehen. So zeigt ein Vergleich meiner Wägungen mit denen Parrot's, daß diese in $^3/_4$ der Fälle höher sind als meine, nur selten niedriger. Von einigen Angaben Parrot's weichen die meinen beträchtlich ab; so findet Parrot für einen Schwarzspecht 17,24 ‰ Herzgewicht, ich als Durchschnitt von 3 Stücken 13,3 ‰, P. berechnet an einem Buntspecht 15,51 ‰, ich als Durchschnitt von 14 Stücken 12,5 ‰, P.'s Durchschnitt aus 6 Turmschwalben ist 16,46 ‰, der meine aus 11 Stücken 12,9 ‰. Am auffälligsten ist der Einzelwert für eine Singdrossel, den P. mit 25,64 ‰ angibt — sein höchster Wert überhaupt! —, während ich an 2 Stücken 10,06 ‰ finde, bei guter Übereinstimmung der beiden untereinander und mit den übrigen Drosseln. Auch Hasebroek (p. 294) rügt Unstimmigkeiten in Parrot's Zahlenmaterial.

Ich habe deshalb bei der Benutzung von Herzgewichten, die von Anderen genommen worden waren, große Vorsicht walten lassen, besonders wenn es sich um kleine Tiere handelte, und deshalb eine Anzahl wertvoller Angaben weggelassen, die mir von befreundeter Seite zugingen. In meinen Listen sind nur solche Gewichte aufgeführt, die ich selbst ermittelt habe. Bei den aus der Literatur entnommenen Gewichten habe ich die Vergleichbarkeit geprüft; so konnte ich die Gewichte von Fledermausherzen, die Strohl aufführt,

gut mit den von mir gewonnenen vergleichen. Die Gewichte, die Bergmann und Parrot u. A. beibringen, habe ich vorwiegend unter sich verglichen in bezug auf ihr gegenseitiges Größenverhältnis.

Bei der Vergleichung verschiedener Formen miteinander ist natürlich das Verhältnis von Herzgewicht zu Körpergewicht, das relative Herzgewicht, von besonderer Wichtigkeit; ich habe es oft kurz als Herzverhältnis bezeichnet. Ich habe dieses Verhältnis durchgängig in ‰ des Körpergewichts berechnet, so daß also die Verhältniszahl angibt, wieviel g Herz auf 1 kg Körper kommen. Die Einzelangaben sind der Einfachheit wegen ohne besondere Bezeichnung so angeordnet, daß zuerst das Körpergewicht, dann das absolute Herzgewicht, je in g, und dann das Herzverhältnis in ‰ aufeinander folgen, z. B. *Lyrurus tetrix* 1299,8 g, 14,25 g, 10,96 ‰. Da für viele Fälle der Vergleichung Körpergewicht und Herzverhältnis ausreichen, habe ich oft nur diese beiden, unter Auslassung des absoluten Herzgewichts, nebeneinander gesetzt; sie sind dann durch beigesetztes g und ‰ gekennzeichnet.

Um einheitliche, vom Körpergewicht unbeeinflußte Zahlenwerte für die Vergleichung verschiedener Tiere in bezug auf ihre Herzgröße zu erhalten, hat Klatt (1919) versucht, einen allen Homöothermen oder doch allen Säugern gemeinsamen somatischen Herzexponenten zu berechnen, der die Abhängigkeit des Herzgewichts vom Körpergewicht darstellt, und mit dessen Hilfe dann eine für jedes Tier kennzeichnende Zahl zu ermitteln für die übrigen Faktoren, die das Herzgewicht beeinflussen. Das würde die Vergleichung verschiedener Tiere wesentlich erleichtern. Ich werde in dem Abschnitt über die Herzgrößen der homöothermen Tiere näher auf diesen interessanten Versuch zu sprechen kommen.

Aus den Werten, die ich für die untersuchten Stücke einer Art ermittelte, habe ich einen Mittelwert berechnet. Eine solche Mittelzahl ist freilich anfechtbar. Es ist keineswegs ausgemacht, daß der Betrag der Körpergewichte und der der Herzgewichte in ihrer Änderung gleichen Schritt halten, derart, daß die arithmetischen Mittel der gefundenen Zahlen für Körper- und für Herzgewicht nun wirklich einander genau entsprechen. Da aber der Abstand zwischen den Höchst- und Mindestwerten im allgemeinen klein ist, und da ferner mannigfache individuelle Verschiedenheiten bewirken, daß die Herzgewichte sich nicht genau entsprechend der Reihe der Körpergewichte abstufen, so dürfte die Berechnungsweise doch einigermaßen ihren Zweck erfüllen, die für die Art kennzeichnende Herz-

größe anzugeben. Die durchschnittliche Verhältniszahl wurde natürlich so gewonnen, daß das Tausendfache der Summe der Herzgewichte durch die Summe der Körpergewichte geteilt wurde, und nicht fälschlich als Mittelzahl der individuellen Herzverhältnisse ermittelt, was bei größeren Unterschieden im Körpergewicht, z. B. bei Raubvögeln, verschiedene Ergebnisse liefern muß. Die Mittelzahl ist um so einwandfreier, je mehr Einzelwerte als Grundlage für die Berechnung vorliegen. Ich habe die Mittelzahlen durch ein vorgesetztes D (= Durchschnitt) bezeichnet und die Zahl der eingerechneten Einzelwerte in Klammern beigesetzt, also z. B. *Lyrurus tetrix* D (8) 1299,8 g, 14,25 g, 10,96‰. Es wäre vollkommen gerechtfertigt, bei solchen Näherungswerten vollends abzurunden und 1300 bzw. 11 zu schreiben; ich habe darauf verzichtet, weil die Grenze, bis zu der die Abrundung gehen darf, willkürlich wäre.

Mittelzahlen für eine Art sind schon anfechtbar, wenn die Geschlechter in der Größe sehr voneinander abweichen, wie bei den Raubvögeln; man muß dann Mittelzahlen für die beiden Geschlechter berechnen. Ganz abzuweisen ist es jedoch, Mittelzahlen für eine Gattung oder eine größere Verwandtschaftsgruppe zu berechnen. Da könnte man vielleicht mit Hilfe von Klatt's somatischem Herzexponenten gewisse Gemeinsamkeiten ermitteln. Einen Mittelwert für das Herz der Reptilien, der Vögel, der Säugetiere anzugeben, wie es zuweilen geschehen ist (z. B. Tiedemann, Naturgeschichte der Vögel, Heidelberg 1810), ist ein Unding.

Bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern ist in meinen Listen regelmäßig das Geschlecht der untersuchten Stücke angegeben; die Geschlechtsbezeichnung steht hinter der laufenden Nummer des betreffenden Stückes. Die Anordnung in den Listen ist so, daß zuerst die Männchen, dann die Weibchen, je nach aufsteigendem Körpergewicht, aufgezählt werden. Wo die Ermittlung des Geschlechts versäumt wurde, ist ein ♀ eingesetzt worden.

In meinen Listen habe ich außer den Angaben von Geschlecht, Körpergewicht, Herzgewicht und Herzverhältnis auch noch Ort und Datum für jedes Tier angegeben. Es bedeutet dies in vielen Fällen mehr als eine pedantische Chronistenarbeit. Denn bei den Amphibien wechselt das Körpergewicht mit der Jahreszeit; besonders bei den weiblichen Tieren ist es wichtig zu wissen, ob sie aus der Zeit unmittelbar nach dem Ablaichen oder etwa aus dem Hochsommer stammen: weibliche Augustfrösche haben ein anderes Herzverhältnis als Frühjahrsfrösche, entsprechend den veränderten Körperverhält-

nissen. Bei manchen Vogelarten halten sich im Winter bei uns Stücke auf, die im Sommer in nördlicheren Gegenden leben, während unsere Sommervögel gleicher Art in ihre Winterquartiere abgerückt sind, so beim Bussard (vgl. weiter unten), zuweilen auch beim Eichelhäher, stellenweise bei der Feldlerche. Der Fundort ist deshalb von Wichtigkeit, weil, wie ich nachweisen werde, klimatische Verhältnisse mitbedingend auf das Herzgewicht einwirken. Man vergleiche nur das überraschend hohe Gewichtsverhältnis der Kröten aus Neapel gegenüber den unsrigen. Es wäre dringend zu wünschen, daß in dieser Hinsicht noch reichliches Vergleichsmaterial gesammelt würde; das ist aber nur dann vollwertig, wenn Fundortsangaben dabei sind. Die Bezeichnung „Berlin" in meinen Listen ist freilich meist nicht als genaue Fundortsangabe aufzufassen. Die so bezeichneten Stücke kamen mir meist durch den Präparator Viereck zu, dem sie zum Ausstopfen zugesandt worden waren. Sie stammen nicht nur aus der Umgegend von Berlin, sondern vielfach aus dem Nordosten und Osten von Deutschland. Ich habe es nur selten für nötig befunden, nach der Herkunft zu fragen, da mir deren Wichtigkeit erst im Laufe der Untersuchung klar wurde. Ähnlich besagt „Tübingen" im allgemeinen Südwest-Deutschland, „Bonn" etwa Rheinlande, aber engere Gebiete als „Berlin".

Eine genaue Geschichte der metrischen Untersuchungen über das Herz zu geben, halte ich für überflüssig. Für wechselwarme Tiere finden wir verhältnismäßig spärliche Angaben, so bei Robinson, Tiedemann und Welcker. Die Literatur über das Herzgewicht der eigenwarmen Tiere wird in dem betreffenden Abschnitt behandelt werden.

Ich bespreche jetzt der Reihe nach die Herzverhältnisse bei den Fischen, den Amphibien und den Reptilien und fasse die der Vögel und Säuger wegen ähnlicher Verhältnisse in einem vierten Abschnitt zusammen. Meine Gewichtslisten gebe ich am Anfange jeden Abschnitts wieder.

1. Fische.

Die hier aufgeführten Gewichte von Fischen wurden, soweit es sich um Meeresfische handelt, alle während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel während des Winters 1906—1907 genommen. Sie sind systematisch nach den Arten und die Stücke innerhalb der Arten nach aufsteigendem Körpergewicht geordnet.

Am Schluß gebe ich eine Liste, die innerhalb der Unterklassen die einzelnen Arten nach aufsteigendem Herzgewicht geordnet vorführt. Bei den Knochenfischen ist das Herz stets ohne den bindegewebigen Bulbus gewogen.

Kl. **Cyclostomata.**

Petromyzon marinus

	298,2 g	0,825 g	2,77 ‰

Kl. **Pisces.**

Unterkl. **Elasmobranchiata.**

Ordn. Selachii.

Heptanchus cinereus Gm.

1.	2810,0 g	2,935 g	1,04 ‰

Scyllium canicula L.

1.	136,25 g	0,140 g	1,03 ‰
2.	315,0	0,313	1,00
3.	433,0	0,428	0,99

Scyllium stellare L.

1.	252,7 g	0,269 g	1,06 ‰
2.	550,0	0,635	1,15

Pristiurus melanostomus Bp.

1. ♀	137,6 g	0,105 g	0,76 ‰
2. ♀	165,4	0,124	0,75
3. ♀	250,6	0,170	0,68
4. ♂	367,5	0,280	0,76

Mustelus mustelus Risso

1.	1255,0 g	1,095 g	0,87 ‰
2.	3375,0	2,820	0,83

Mustelus laevis Risso

1.	1360,0 g	1,12 g	0,89 ‰

Galeorhinus galeus L.

1.	2350,0 g	3,44 g	1,46 ‰

Squalus acanthias L.

1.	495,0 g	0,395 g	0,80 ‰

Centrophorus granulosus M. H.

1.	514,0 g	0,600 g	1,16 ‰
2.	595,0	0,655	1,10

Etmopterus spinax L. 2 Stücke zusammen gewogen:

152,0 g	0,940 g	0,62 ‰

Rhina squatina L.

1.	318,0 g	0,260 g	0,82 ‰
2.	458,0	0,560	1,22
3. ♀	1920,0	1,700	0,88

Raja asterias M. H.

1. ♂	142,2 g	0,140 g	1,00 ‰
2. ♂	321,4	0,495	1,54 [1])
3. ♂	378,0	0,413	1.09
4. ♂	645,0	0,702	1,09
5. ♂	750,0	0,660	0,88
6. ♂	775,0	0,735	0,94
7. ♂	840,0	0,785	0,94
8. ♂	960,0	1,017	1,06
9. ♀	1100	1,310	1,19

Raja clavata L.

1. ♂	349,4 g	0,338 g	0,97 ‰

Torpedo marmorata RISSO

1.	172,2 g	0,150 g	0,87 ‰
2.	393,0	0,310	0,80
3. ♂	396,0	0,295	0,75
4. ♀	421,0	0,340	0,81
5.	560,0	0,415	0,74

Torpedo ocellata RAF.

1.	257,5 g	0,280 g	1,09 ‰ [2])
2.	269,5	0,255	0,94 [2])
3. ♀	530,0	0,705	1,32 [2])

Trygon pastinaca L.

1.	585,0 g	0,730 g	1,25 ‰
2.	825,0	0,965	1,17

1) Tot gebracht; hatte auf dem Boden gelegen; vielleicht tot gefunden?

2) Alle 3 Stücke in Becken des Aquariums gestorben.

Pteroplatea altavela L.

1.		1005 g	1,135 g	1,13 ‰

Myliobatis aquila L.

1.		2180 g	1,835 g	0,84 ‰

Ordn. Holocephali.

Chimaera monstrosa L.

1.	♀	460,0 g	0,155 g	0,34 ‰
2.		550,0	0,170	0,31
3.	♀	685,0	0,210	0,31
4.	♀	780,0	0,260	0,33
5.	♀	895,0	0,310	0,35

Unterkl. **Teleostomi.**

Ordn. Teleostei.

Fam. *Salmonidae.*

Coregonus wartmanni Bl.

1.	♀	303,0 g	0,322 g	1,06 ‰
2.		337,0	0,303	0,90

Fam. *Cyprinidae.*

Cyprinus carpio L. Galizierrasse

1.	♀	795,0 g	0,875 g	1,18 ‰
2.		1840,0	2,270	1,23
3.		1845,0	2,050	1,11

Fam. *Anguillulidae.*

Conger conger L.

1.	♀	209,2 g	0,100 g	0,48 ‰

Muraena helena L.

1.	♀	1000 g	0,375 g	0,38 ‰

Myrus myrus L.

1.	♀	91,6 g	0,050 g	0,54 ‰
2.		101,2	0,055	0,54
3.		127,5	0,070	0,55
4.		220,5	0,150	0,68
5.		258,0	0,140	0,54

Ophichthys serpens GTHR.

1.	♀	141,0 g	0,054 g	0,38‰
2.		145,0	0,045	0,31
3.		152,3	0,045	0,29

Ophichthys imberbis GTHR.

1.	♀	93,3 g	0,014 g	0,15‰

Fam. *Scombresocidae.*

Belone acus L.

1.	♀	107,4 g	0,090 g	0,84‰
2.		127,0	0,120	0,95

Fam. *Mugilidae.*

Mugil cephalus L.

1.	♀	219,7 g	0,155 g	0,70‰

Mugil chelo CUV.

1.	♀	108,9 g	0,077 g	0,71‰
2.		113,3	0,089	0,78

Fam. *Gadidae.*

Gadus minutus L.

1.	♀	70,1 g	0,039 g	0,56‰
2.		115,5	0,072	0,63

Fam. *Percidae.*

Morone labrax L.

1.	♀	246,5 g	0,210 g	0,85‰
2.		750,0	0,505	0,67

Serranus scriba L.

1.	♀	30,0 g	0,016 g	0,53‰
2.		44,4	0,033	0,74
3.		163,0	0,105	0,64

Serranus cabrilla L.

1.	♀	106,0 g	0,068 g	0,64‰
2.		120,6	0,086	0,71
3.		130,4	0,083	0,63

Fam. *Sparidae.*

Box salpa L.

1.	♀	298,5 g	0,362 g	1,21‰
2.		359,0	0,445	1,24
3.		428,0	0,255	1,59
4.		596,0	0,640	1,08

Pagellus erythrinus L.

1.	♀	94,8 g	0,032 g	0,34‰
2.		112,0	0,053	0,47
3.		142,3	0,050	0,35
4.		165,8	0,082	0,49

Pagellus acarne C. V. 2 Stücke zusammen gewogen

	♀	131,3 g	0,094 g	0,72‰

Dentex dentex L.

1.	♀	201,2 g	0,150 g	0,74‰
2.		221,4	0,162	0,73

Fam. *Labridae.*

Labrus festivus Risso

1.	♀	132,5 g	0,066 g	0,50‰
2.		174,5	0,120	0,68
3.		235,3	0,110	0,47
4.		252,5	0,125	0,50

Crenilabrus pavo Brünn.

1.	♀	112,5 g	0,055 g	0,49‰
2.		128,5	0,077	0,60
3.		209,0	0,127	0,60
4.		225,0	0,175	0,77

Fam. *Scombridae.*

Scomber scombrus L.

1.	♀	89,2 g	0,105 g	1,18‰
2.		120,0	0,140	1,17
3.		238,0	0,290	1,22
4.		265,8	0,326	1,22
5.		293,0	0,310	1,06

Sarda sarda Bl.

1.	♀	755,0 g	1,380 g	1,83‰
2.		855,0	1,810	2,12

Trachurus trachurus L.

1.	♀	94,4 g	0,160 g	1,69 ‰
2.		98,2	0,130	1,32
3.		107,4	0,147	1,38
4.		122,4	0,185	1,51
5.		123,0	0,188	1,53
6.		154,0	0,260	1,69

Lichia amia L.

1.	♀	340,0 g	0,345 g	1,01‰

Naucrates ductor L.

1.	♀	304,0 g	0,462 g	1,52‰

Fam. *Zeidae.*

Zeus faber L.

1.	♀	207,0 g	0,170 g	0,82‰
2.		274,0	0,212	0,77
3.		1570,0	1,115	0,71

Fam. *Pleuronectidae.*

Rhombus maximus L.

1.	♀	275,2 g	0,125 g	0,46‰
2.		294,2	0,210	0,71
3.		835,0	0,540	0,65

Eucitharus linguatula L.

1.	♀	108,5 g	0,038 g	0,35 ‰

Solea vulgaris QUENSEL

1.	♀	142,6 g	0,065 g	0,45 ‰

Solea impar BENN.

1.	♀	68,3 g	0,028 g	0,41 ‰

Fam. *Scorpaenidae.*

Scorpaena porcus L.

1.	♀	104,6 g	0,068 g	0,65 ‰

Scorpaena scropha L.

1.	♀	139,0 g	0,110 g	0,79 ‰
2.		162,4	0,115	0,71
3.		174,8	0,105	0,60

Fam. *Triglidae.*

Trigla lineata L.

1.	♀	158,6 g	0,550 g	0,35 ‰

Trigla corax Bp.

1.	♀	59,2 g	0,045 g	0,76 ‰
2.		85,7	0,052	0,61
3.		90,3	0,060	0,66
4.		133,0	0,110	0,83 [1])
5.	♂	141,0	0,122	0,86
6.	♀	192,0	0,135	0,70
7.	♀	207,7	0,155	0,75
8.	♀	321,4	0,230	0,72
9.		368,7	0,260	0,71
10.		419,0	0,325	0,77

Dactylopterus volitans L.

1.	♀	455,0 g	0,315 g	0,70 ‰
2.		580,0	0,375	0,64
3.		730,0	0,621	0,85

Peristedion cataphractum L.

1.	♀	57,0 g	0,040 g	0,70 ‰
2.		119,5	0,060	0,51
3.		157,6	0,085	0,54

Fam. *Trachinidae.*

Trachinus draco L.

1.	♀	63,2 g	0,047 g	0,75 ‰
2.		75,6	0,045	0,59
3.		92,0	0,059	0,64
4.		113,4	0,073	0,65
5.		114,5	0,072	0,63

Trachinus radiatus C. V.

1.		160,8 g	0,106 g	0,66 ‰

Uranoscopus scaber L.

1.	♀	47,6 g	0,022 g	0,47 ‰
2.		55,4	0,031	0,56
3.		63,2	0,031	0,49
4.		79,0	0,039	0,49
5.		99,0	0,042	0,42
6.		101,5	0,050	0,49
7.		105,0	0,047	0,45
8.		117,5	0,045	0,38

1) Im Aquarium gestorben.

9.	145,1 g	0,085 g	0,58‰
10.	199,0	0,087	0,44
11.	230,0	0,165	0,72
12.	277,0	0,125	0,45
13.	292,0	0,143	0,49

Fam. *Lophiidae.*

Lophius piscatorius L.

1.	♀ 268,2 g	0,330 g	1,27‰
2.	274,0	0,355	1,30
3.	595,0	0,620	1,04
4.	1130,0	1,190	1,01
5.	17000	18,700	1,10

Lophius budegassa BP.

1.	♀ 438,0 g	0,381 g	0,87‰
2.	897,0	0,880	0,98

Fam. *Balistidae.*

Balistes capriscus GM.

1.	♀ 201,4 g	0,167 g	0,83‰
2.	415,7	0,325	0,78.

Herzverhältnisse (in ‰) bei den untersuchten Arten.

(In Klammern die Zahl der untersuchten Stücke.)

Petromyzon 2,77 (1)

Chimaera 0,33 (5)

Torpedo 0,80 (5)
Myliobatis 0,84 (1)
Raja 1,02 (9)
Pteroplatea 1,13 (1)
Trygon 1,31 (2)

Etmophorus 0,62 (2)
Pristiurus 0,72 (4)
Squalus 0,80 (1)
Rhina 0,85 (2)
Mustelus 0,86 (3)
Scyllium 1,04 (5)
Heptanchus 1,04 (1)
Centrophorus 1,13 (2)
Galeorhinus 1,46 (1).

Ophichthys imberbis 0,15 (1)
— *serpens* 0,33 (3)
Eucitharus 0,35 (1)
Muraena 0,38 (1)
Pagellus 0,41 (4)
Solea 0,43 (4)
Conger 0,48 (1)
Uranoscopus 0,49 (13)
Labrus 0,54 (4)
Myrus 0,57 (5)

Peristedion 0,58 (3)
Gadus 0,60 (2)
Rhombus 0,61 (3)
Crenilabrus 0,62 (4)
Trachinus 0,65 (6)
Serranus 0,65 (6)
Scorpaena 0,68 (4)
Mugil 0,73 (3)
Zeus 0,73 (3)
Trigla 0,73 (9)
Dactylopterus 0,73 (3)
Dentex 0,74 (2)
Morone (*Labrax*) 0,76 (2)
Balistes 0,81 (2)
Belone 0,90 (2)
Coregonus 0,98 (2)
Lichia 1,01 (1)
Lophius 1,14 (5)
Cyprinus 1,16 (3)
Scomber 1,17 (5)
Box 1,18 (3)
Trachurus 1,52 (6)
Naucrates 1,52 (1)
Sarda 1,98 (2)

Aus diesen Verzeichnissen lassen sich zwei wichtige Tatsachen ersehen: 1. daß innerhalb derselben Art das Herzverhältnis nahezu konstant ist, unabhängig von der Körpergröße der einzelnen Stücke, und 2. daß die Größe des Herzverhältnisses in unverkennbarem Zusammenhang steht mit den Körperleistungen der betreffenden Fischart.

Die gleichbleibende Größe des Herzverhältnisses bei allen Wachstumsstufen derselben Art ist den Fischen eigentümlich. Bei den übrigen Wirbeltieren ist das Herzverhältnis bei großen und kleinen Stücken innerhalb der gleichen Art verschieden. Die Abweichungen, die sich bei den Fischen finden, sind allermeist ganz gering und dürften zum Teil durch die Verschiedenheiten in der Füllung des Darmrohres, zum Teil durch kleine Ungenauigkeiten bei Präparation und Wägung mitbedingt sein, zum Teil mögen sie individuell sein. Stärkere oder geringere Ausbildung der Gonaden kommt der Jahreszeit wegen kaum in Frage. Bei einigen Stücken, die nicht lebensfrisch gebracht, sondern tot dem Schaubecken des Aquariums entnommen waren (*Raja asterias* No. 2, den 3 Stücken von *Torpedo ocellata*) ist das Herzgewicht wesentlich höher, vielleicht infolge von Quellung; ich habe die Ursache nicht näher ermittelt, da mir das erst nachträglich auffiel.

Die Unterschiede im Körpergewicht bei den untersuchten Stücken derselben Art sind oft recht bedeutend. Daß das größte Stück doppelt so groß ist wie das kleinste, kommt oft vor; nicht selten finden wir die dreifache Größe, bei *Rhina*, *Uranoscopus* und *Trigla* die sechsfache, bei *Zeus* die siebenfache, bei *Raja asterias* die achtfache, bei *Lophius piscatorius* sogar die 63fache Größe. Um so sicherer

tritt die Tatsache hervor, daß das Herzverhältnis innerhalb der Art nur in engen Grenzen schwankt. Besonders deutlich sprechen dafür die Reihen von *Torpedo marmorata, Chimaera, Scomber, Trigla* und *Uranoscopus.* Es ist also nicht richtig, daß sich auch bei den Fischen „die verhältnismäßige Größe des Herzens auch nach dem Alter richtet", wie Meckel (1831, p. 144) behauptet, „indem bekanntlich das Herz in früheren Perioden immer ansehnlicher ist als in späteren". Sein Material war zur Beantwortung dieser Frage unzureichend.

Vergleichen wir die Herzverhältnisse der verschiedenen Formen untereinander, wofür ich auf die Liste S. 256 verweise, so erhalten wir Reihen, die ganz bestimmte Regelmäßigkeiten zeigen. Unter den Elasmobranchiern hat *Chimaera* das geringste Herzgewicht. Dieser in größeren Tiefen lebende, an den Boden gebundene Fisch besitzt nur schwache Bewegungskraft. Das zeigt sich deutlich an dem schwachen in einen Faden ausgezogenen Schwanzende. Seine Nahrung besteht aus wehrlosen, langsamen Tieren, wie Muscheln, Krebsen, Stachelhäutern und kleinen Fischen, so daß auch für deren Erwerbung und Bewältigung wenig Kraftaufwand erforderlich ist.

Unter den Rochen steht der Zitterrochen untenan, der sich durch seine elektrischen Schläge die Arbeit der Beutebewältigung leicht macht, in erstaunlicher Trägheit tags an der gleichen Stelle verharrt und auch nachts nur wenig in Bewegung ist. *Pteroplatea* und *Trygon* dagegen, die mit ihren gewaltigen Brustflossen recht schnell schwimmen können, haben hier das höchste Herzverhältnis. Ihre Bewegungskraft ist sehr stark; Eisig (1883) sagt von den *Trygon* im Neapler Aquarium: „Nie sah ich diesen Fisch, solange er wohlauf war, anders als schwimmend." *Raja,* die jenem ersten an Lebhaftigkeit überlegen ist, hinter den letztgenannten aber zurücksteht, steht auch nach dem Herzverhältnis in der Mitte.

Bei den Haien finden wir ähnliche Verhältnisse wie bei den Rochen. Der träge Tiefenbewohner *Etmophorus* hat auch das geringste Herzgewicht. *Mustelus,* dem Bonaparte (1842, p. 368) ein ruhiges Temperament zuschreibt, begnügt sich mit schwachen, wehrlosen Fischen und Mollusken, ist aber ein guter Schwimmer; *Squalus* nährt sich im allgemeinen von Krebsen und Mollusken, wenn er auch anderes nicht verschmäht (Doderlein, 1891); *Rhina* hält sich unmittelbar über dem Grunde oder am Grunde selbst und jagt dort nach Rochen und Schollen (Brehm) — diese drei haben ein ähnliches Herzverhältnis und stehen darin hinter den lebhaften, räube-

rischen *Scyllium* zurück, die man auch in den Aquarien nachts in rastloser Bewegung findet (Schmidtlein 1878). Am höchsten ist unter den von mir untersuchten Haien das Herzgewicht bei *Galeorhinus galeus*, einem gefährlichen Räuber, der ein schlimmer Feind unserer Nutzfische ist. Die Steigerung in der Kräftigkeit der Formen entsprechend der Zunahme des Herzverhältnisses ist unverkennbar, wenn auch im Einzelnen eine genaue Abstufung schwierig ist, bei unserer verhältnismäßig geringen Kenntnis der Lebensgewohnheiten dieser Tiere. Es wäre wichtig, einmal das Herzgewicht der sicher rastlos schwimmenden gewaltigen pelagischen Haie, wie *Carcharias glaucus*, zu ermitteln; es wird sich voraussichtlich viel höher stellen als bei den von mir untersuchten littoralen Arten.

Deutlicher noch als bei den Elasmobranchiern ist die Steigerung des Herzverhältnisses mit der Leistung bei den Knochenfischen; auch ist hier der Unterschied zwischen dem kleinsten und dem größten Herzverhältnis (0,15 : 1,98‰) wesentlich bedeutender.

Die geringsten Herzgrößen finden wir bei den Aalartigen und den Plattfischen. 2 Arten der Muraenidengattung *Ophichthys* stehen am Anfang; es sind das Fische, die, im Sand eingewühlt oder in Felsspalten verborgen, auf wehrlose Beute lauern. In ähnlicher Weise erinnern auch *Muraena* und *Conger* an Grundfische, wenn sie auch, dank ihrer Schwimmblase, mit Leichtigkeit schwebend schwimmen können. Etwas höher ist das Herzverhältnis bei *Myrus* (0,57‰), über dessen Lebensweise mir keine Angaben zur Verfügung stehen. Den Flußaal habe ich selbst nicht untersucht. Doch liegen über ihn Angaben von Törlitz (1921) vor. Er fand beim schmalköpfigen Aal das Herzverhältnis zu 0,59‰, eine Zahl, die der bei *Myrus* nahe kommt; dagegen hat der breitköpfige Aal ein bedeutend größeres Herz, von 0,92‰. Der Breitkopf ist ein Fischfresser und muß die Beute erhaschen und bewältigen; der Schmalkopf dagegen ist ein Friedfisch, Schiemenz findet in seinem Magen Insectenlarven, Schnecken und ähnliche Nahrung, deren Erwerb und Bewältigung keine großen Anstrengungen erfordert. Die Pleuronectiden als echte Grundfische bewegen sich wenig; selbst die Wanderungen, die bei ihnen beobachtet werden, gehen nicht besonders weit. Lauernd erbeuten sie ihre Nahrung. Ihr Herzverhältnis hält sich zwischen 0,35 und 0,61‰; doch ist die Zahl der Einzelangaben zu unbedeutend und meine Kenntnis von den Unterschieden in der Lebensweise der Arten zu gering, als daß ich nähere Begründungen für die Unterschiede geben könnte.

Andere Bodenfische und Laurer schließen sich hier an: *Uranoscopus*, *Trachinus* und *Scorpaena*, mit Herzgrößen zwischen 0,49 und 0,68‰. Im Sande vergraben lauern Himmelsgucker und Petermännchen; sie haben keine Schwimmblase und machen nur geringe Strecken schwimmend, indem sie aus den Verstecken hervorstürzen, um einen *Gobius* oder *Blennius* zu erhaschen. Dabei ist *Trachinus* viel aktiver als *Uranoscopus* (SCHMIDTLEIN) und hat dementsprechend das größere Herzverhältnis (0,65 : 0,49‰). Träge, auf dem Felsboden lauernde Fische sind die Scorpaenen, die jene nur wenig an Herzgewicht übertreffen.

Eine Anzahl freischwimmender, harmloser schwächlicher Friedfische schließen sich hier an: *Pagellus*, *Labrus*, *Crenilabrus* und die Trigliden *Peristedion*, *Trigla* und *Dactylopterus*, mit Herzgrößen zwischen 0,41 und 0,73‰. Die letzteren sind zwar ihrer Tracht nach den Grundlaurern ähnlich, verschaffen sich aber ihre Nahrung durch Absuchen des Bodens. *Peristedion* wird von DODERLEIN (1891, p. 317) gekennzeichnet mit den Worten: „pesce inoffensivo, di costumi miti, che si nutre per lo più di meduse, di molluschi e di zoofiti gelatinosi, che sa opportunamente scavare della melma.“ *Trigla* und *Dactylopterus* fressen Lebendiges und Totes mit gleicher Vorliebe, *Trigla* weiß auch lebendige Gobien und andere Grundfische sehr gewandt zu fangen. *Dactylopterus* schwimmt etwas langsamer und beweglicher als *Trigla* (SCHMIDTLEIN). Das von vielen, so auch von DODERLEIN und SCHMIDTLEIN behauptete „Fliegen“ von *Dactylopterus*, ähnlich dem der fliegenden Fische (*Exocoetus*), das ja eine bedeutende Muskelanstrengung verlangen würde, wird von LO BIANCO (1909, p. 558) auf das schärfste in Abrede gestellt. *Dentex* und *Morone*, ebenfalls littorale Fische, sind weniger unmittelbar an den Grund gebunden wie die bisherigen; sie haben ein Herz von 0,74 und 0,76‰.

Einige pelagische Fische, die im allgemeinen tüchtige Schwimmer sind, folgen dann mit Herzverhältnissen zwischen 0,73 und 0,90‰: *Zeus*, *Balistes* und *Belone*. Eine Abstufung im einzelnen vermag ich zwischen ihnen nicht zu machen.

Das höchste Herzverhältnis, durchweg über 1‰, finden wir aber bei den Makrelenartigen. Es sind Bewohner des freien Meeres und durchweg kräftige Schwimmer, die dahin gehören, und sie werden darin von wenigen anderen Knochenfischen erreicht, von keinem übertroffen. Der ganze Bau ist auf Höchstleistungen im Schwimmen zugeschnitten. Die Oberfläche ist glatt, infolge der Kleinheit der

Schuppen; die kleinen paarigen Flossen können in vorgebildete Vertiefungen, Rücken- und Afterflosse in rinnenartige Furchen eingelegt werden, um alle vermeidbaren Widerstände zu beseitigen; deutliche Kiele am Schwanz sichern die Körperlage beim Schwimmen, und dem gleichen Zwecke dienen auch die hinter der Rückenflosse stehenden, teils nach rechts, teils nach links gedrehten Flößchen, von denen die ersten infolge des Wasserwiderstands den Körper nach links, die letzteren nach rechts zu rotieren streben, so daß sie einander entgegenwirkend, die Körperlage stabil machen. Diese Formen haben keine (*Scomber scombrus*, *Sarda*, *Thynnus*) oder nur eine kleine Schwimmblase (andere *Scomber*-Arten); sie sind daher schwerer als das Wasser und müssen durch Muskelkraft nicht nur ihre Vorwärtsbewegung bewirken, sondern auch die Schwerewirkung überwinden. Dadurch ergibt es sich von selbst, daß diese pelagischen Schwimmer beständig, Tag und Nacht, in Bewegung sein müssen; würden sie ihre Schwimmbewegungen einstellen, so müßten sie, genau wie das bei den ebenfalls schwimmblasenlosen *Uranoscopus* und *Trachinus* in solchem Falle geschieht (Schmidtlein), wie ein Stein zu Boden sinken. Es scheint, daß sie so einen großen Teil des Jahres rastlos in Bewegung sind und nur während beschränkter Zeit einen Ruhezustand auf dem Boden des Meeres durchmachen. *Naucrates*, der Pilot, hält sich in Gesellschaft der pelagischen *Carcharias*-Arten und muß also, wie diese, Tag und Nacht ununterbrochen schwimmen. Auch Beobachtungen an Scombriden im Aquarium stimmen zu der Annahme ununterbrochener aktiver Schwimmtätigkeit: Eisig (1883) sah *Lichia* Tag und Nacht in lebhafter Bewegung, und von Ehrenbaum erfahre ich brieflich, daß sich *Scomber* ebenso verhält; niemals sieht man ihn im Wasser stillstehen wie etwa Gadiden. So finden sich gerade in dieser Gruppe auch die höchsten Herzgewichte unter den Knochenfischen, bis fast $2^0/_{00}$. Beim Thunfisch ist wohl noch ein höheres Herzverhältnis zu erwarten; ist doch seine Muskelarbeit so lebhaft, daß seine Innenwärme bis zu 12—15° C über die Temperatur des umgebenden Wassers ansteigt.

Keine Erklärung weiß ich für das hohe Herzgewicht bei *Box salpa* ($1{,}18^0/_{00}$) und *Lophius* ($1{,}14^0/_{00}$). Bei *Box* weicht zwar No. 3 wesentlich von den 3 übrigen untersuchten Stücken ab; diese aber zeigen unter sich eine gute Übereinstimmung. Die übrigen Spariden, *Pagellus* und *Dentex*, haben ein viel kleineres Herz. Angaben über die Lebensweise von *Box*, die mir die Abweichung erklärlich machen könnten, finde ich nirgends. *Lophius* aber würde man von vornherein

zu den lauernden Meeresbewohnern, wie *Uranoscopus* und *Trachinus*, zu stellen geneigt sein. Die gute Übereinstimmung der 5 Wägungsergebnisse läßt auch keinen Zweifel an der Richtigkeit des gefundenen Wertes zu; auch fand schon BROUSSONET nach MECKEL (1831, p. 141 ff.) das Herz bei *Lophius* verhältnismäßig groß. Möglicherweise liegt die Ursache für die bedeutende Herzgröße in der Beschaffenheit der Kiemen, die bei diesen Schlammbewohnern wegen Sauerstoffarmut des umgebenden Wassers eine größere Oberfläche haben könnten und daher dem Blutstrom mehr Widerstand bereiten würden. Jedenfalls gibt in diesen Fällen die Untersuchung des Herzgewichts Veranlassung, der Lebensweise der Art erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken und nach Erscheinungen zu suchen, die eine Erklärung für die bedeutende Herzgröße abgeben könnten.

Auffallend ist das hohe Herzgewicht bei den wenigen untersuchten Süßwasserfischen. Blaufelchen wie Karpfen sind Friedfische, die stehendes Wasser oder solches mit ganz geringer Strömung bewohnen; beide haben eine Nahrung, die nicht unter lebhafter Bewegung gejagt zu werden braucht und keinerlei Widerstand entgegensetzt. Man würde diese Fische etwa mit *Mugil*, *Zeus*, *Trigla* vergleichen können; ihr Herzverhältnis ist aber bedeutend höher als bei diesen. Auch das Herzgewicht des Aals nach den Wägungen von TÖRLITZ übertrifft ja mit 0,59 bzw. 0,92‰ das der meerbewohnenden Muraeniden zum Teil sehr erheblich. Es ist zu erwarten, daß es bei kräftig schwimmenden und räuberischen Süßwasserfischen wie Forelle, Hecht, Zander noch wesentlich höher sein wird. Die Erklärung haben wir wohl darin zu suchen, daß die bedeutende Herzgröße hier bedingt wird durch die mannigfachen Anpassungen, die das Leben im Süßwasser erfordert, z. B. an die Steigerung der Nierentätigkeit; vielleicht ist auch die viel ausgiebigere Temperaturschwankung, der die Süßwasserfische unterworfen sind, mit beteiligt. Jedenfalls ist von der Untersuchung zahlreicher Süßwasserfische auf ihr Herzverhältnis mancherlei Aufklärung zu erwarten. Doch ist jetzt die Zeitlage für ein solches Unternehmen sehr wenig günstig, weshalb ich mir das versagen mußte.

Noch auf eines sei hier aufmerksam gemacht: das ist die Höhe des Herzverhältnisses bei den Selachiern im Vergleich zu ähnlich lebenden Knochenfischen, eine Tatsache, auf die schon BROUSSONET (nach MECKEL, 1831) hinweist. Während außer den Makrelen nur wenige Knochenfische ein Herzgewicht über 0,80‰ haben, ist dies

bei den Rochen der niedrigste Betrag, und viele überschreiten 1‰, ebenso wie das bei den Haien nichts Ungewöhnliches ist. Diese Fische sind eben wegen des Mangels einer Schwimmblase in der gleichen Lage wie die Makrelen; sie müssen sich durch Muskeltätigkeit nicht bloß vorwärts treiben, sondern auch vom Grunde erheben und schwebend erhalten. Wenn der Zitterrochen (*Torpedo*), der doch ganz ähnlich lebt wie die gleichfalls schwimmblasenlosen *Uranoscopus* und *Trachinus*, doch ein viel höheres Herzverhältnis hat als diese (0,80 gegen 0,49 und 0,65‰), so ist zu bedenken, daß er für das Schwimmen viel ungünstiger gebaut ist; die Seitenmuskulatur ist zum elektrischen Organ geworden; nur der verhältnismäßig kleine Schwanz dient der Fortbewegung, und zur Erreichung der gleichen Leistung ist daher eine viel stärkere Anstrengung erforderlich. Freilich ist es sehr wohl denkbar, daß die bedeutendere Organisationshöhe der Knochenfische, die sich z. B. in der geringen Größe ihrer Zellen ausspricht, auch darin ihren Ausdruck findet, daß der Blutdruck infolge günstiger Bauverhältnisse geringer ist und damit Herzarbeit gespart wird.

In der allgemeinen „Konstitution“ haben wir vielleicht auch den Grund zu suchen für das erstaunlich hohe Herzverhältnis bei *Petromyzon*, das alle Fische wesentlich übertrifft. Mir steht zwar nur eine einzige Wägung zu Gebote. Aber schon Meckel berichtet darüber: „So sagt Duméril vom Herz der Lamprete allerdings richtig, daß es sehr ansehnlich sei, gibt aber das Verhältnis nicht an. Ich fand es in der Tat zum Körper bei ihr und bei *Petromyzon fluvialitis* wie 1:30.“ Dieses Verhältnis, 7,69‰, ist allerdings viel höher als mein Befund; aber die Tatsache der überaus bedeutenden Herzgröse bei *Petromyzon* war doch den beiden Untersuchern aufgefallen. *Petromyzon* gilt als schwacher Schwimmer, und wenn Murray u. Hjort (1912, p. 644) ihn im Oberflächenwasser der Neufundland-Bank fingen, so ist er dorthin wohl durch einen pelagischen Fisch verschleppt worden, dem er sich angeheftet hatte.

2. Amphibien.

Das Herzgewicht wurde bei 7 Amphibien-Arten ermittelt, von einer Art allerdings nur an 2 Stücken. Ich teile zunächst die Wägeergebnisse mit.

Salamandra maculosa LAUR. Feuersalamander

1.	♂	5,55 g	0,010 g	1,8‰	Tübingen,	10./5. 1906 jg.
2.		7,88	0,012	1,52	„	„ jg.
3.		12,15	0,020	1,64	„	17./5. 1907
4.		15,65	0,026	1,66	„	17./5. 1907
5.		16,12	0,028	1,74	„	29./5. 1906
6.		16,9	0,033	1,95	„	„
7.		17,4	0,030	1,72	„	10./5. 1906
8.		18,9	0,032	1,69	„	30./5. 1906
9.		19,35	0,028	1,45	„	„
10.		20,03	0,040	2,00	„	17./5. 1907
11.		20,54	0,048	2,34	„	„
12.		20,6	0,040	1,94	„	„
13.		21,6	0,042	1,94	„	30./5. 1906
14.		22,05	0,046	2,09	„	„
15.		22,15	0,039	1,76	„	„
16.		23,35	0,040	1,71	„	„
17.		23,62	0,043	1,82	„	17./5. 1907
18.		23,75	0,047	1,98	„	„
19.		24,0	0,050	2,08	„	30./5. 1906
20.		24,1	0,058	2,40	„	17./5. 1907
21.		24,35	0,045	1,84	„	30./5. 1906
22.		24,6	0,040	1,63	„	„
23.		24,65	0,045	1,83	„	„
24.		25,15	0,045	1,79	„	29./5. 1906
		474,37	0,887			
	D(24)	19,77 g	0,037 g	1,87‰		

25.	♀	6,8 g	0,014 g	2,06‰	Tübingen,	10./5. 1906
26.		14,65	0,023	1,57	„	30./5. 1906
27.		17,55	0,024	1,36	„	29./5. 1906
28.		21,15	0,035	1,65	„	17./5. 1907
29.		25,3	0,040	1,58	„	30./5. 1906
30.		25,45	0,038	1,49	„	„
31.		26,35	0,038	1,44	„	29./5. 1906
32.		27,35	0,059	2,15	„	17./5. 1907
33.		29,6	0,046	1,55	„	30./5. 1906
		194,2	0,317			
	D(9)	21,6 g	0,035 g	1,63‰		

Molge cristata Laur. Kammolch

1.	♂	3,98 g	0,005 g	1,26‰	Tübingen,	19./6. 1906
2.		4,96	0,012	2,42	„	25./4. 1907
3.		5,97	0,013	2,18	„	„
4.		6,61	0,013	1,97	„	„
5.		6,62	0,014	2,11	„	„
6.		7,25	0,014	1,93	„	„
7.		7,42	0,010	1,35	„	6./5. 1905
8.		7,45	0,012	1,74	„	25./4. 1907
9.		8,14	0,015	1,84	„	4./4. 1906
10.		8,92	0,015	1,68	„	25./4. 1906
		67,32	0,123			
	D(10)	6,73 g	0,012 g	1,83‰		

11.	♀	4,95 g	0,009 g	1,81‰	Tübingen,	4./4. 1906
12.		7,60	0,010	1,32	„	26./4. 1906
13.		8,16	0,013	1,60	„	25./4. 1907
14.		9,26	0,017	1,84	„	„
15.		9,42	0,010	1,06	„	6./5. 1906
16.		10,42	0,024	2,30	„	26./4. 1907
17.		12,05	0,019	1,57	„	6./5. 1905
		61,86	0,102			
	D(7)	8,84 g	0,015 g	1,65‰		

Hyla arborea L. Laubfrosch

1.	♂	2,90 g	0,020 g	6,90‰	Dachau,	16./5. 1908
2.		3,06	0,025	8,17	„	„
3.		3,31	0,024	7,25	„	„
4.		3,62	0,021	5,80	„	„
5.		3,92	0,031	7,90	„	„
6.		4,05	0,030	7,41	„	„
7.		4,07	0,027	6,63	„	„
8.		4,10	0,022	5,36	„	„
9.		4,16	0,029	6,97	„	„
10.		4,28	0,028	6,54	„	„
11.		4,32	0,038	8,80	„	„
12.		4,53	0,035	7,72	„	„
13.		4,57	0,035	7,66	„	„
14		5,56	0,038	6,83	„	„

15.	♂	5,87 g	0,030 g	5,11‰	Tübingen, 13./5. 1905
16.		5,99	0,030	5,01	„ 27./4. 1905
17.		6,37	0,036	5,65	Dachau, 16./5. 1908
18.		6,67	0,029	4,34	Tübingen, 13./5. 1905
19.		7,87	0,054	6,86	„ „
		89,22	0,582		
	D(19)	4,70 g	0,031 g	6,52‰	
20.	♀	4,76 g	0,020 g	4,20‰	Dachau, 16./5. 1908
21.		5,99	0,025	4,17	„ „
22.		7,50	0,031	4,13	„ „
23.		7.52	0,023	3,06	Tübingen, 7./6. 1907
		25,77	0,099		
	D(4)	6,44 g	0,025 g	3,84‰	

Bufo vulgaris LAUR. Erdkröte

1.	♂	31,4 g	0,084 g	2,67‰	Tübingen
2.		36,3	0,112	3,08	„
3.		38,5	0,111	2,88	„
4.		39,0	0,135	3,46	„
5.		39,5	0,140	3,54	„
6.		42,0	0,135	3,21	„
7.		43,0	0,130	3,02	„
8.		43,2	0,135	3,12	„
9.		43,7	0,140	3,20	„
10.		45,0	0,169	3,75	„
11.		45,2	0,150	3,32	„
12.		45,2	0,124	2,74	„
13.		46,0	0,138	3,00	„
14.		47,5	0,155	3,26	„
15.		49,0	0,137	2,83	„
16.		49,5	0,160	3,23	„
17.		50,5	0,185	3,66	„
18.		51,5	0,155	3,01	„
19.		51,5	0,157	3,05	„
20.		60,5	0,225	3,72	„
		898,0	2,877		
	D(20)	44,9 g	0,144 g	3,20‰	

		mit Ovar	ohne Ovar		mit Ovar	ohne Ovar	
21.	♀	88,5 g	83,5 g	0,245 g	2,77‰	3,30‰	Tübingen, 19./3. 1906
22.		101,2	82,2	0,295	2,91	3,60	„ „
23.		104,0	86,5	0,304	2,92	3,50	„ „
24.		120,0	97,0	0,328	2,73	3,38	„ „
25.		128,0	102,0	0,330	2,58	3,23	„ „
		541,7	451,2	1,502			
	D (5)	108,3 g	90,2 g	0,300 g	2,77‰	3,33‰	

Aus Neapel.

26.	♂	98,3 g	0,540 g	5,50‰	Neapel,	25./3. 1907
27.	♀	93,4	0,220	2,35	„	22./3. 1907 [1]
28.		132,8	0,460	3,45	„	„ [2]
29.		179,6	0,995	5,54	„	21./3. 1907 [3]

Bombinator pachypus Bp. Unke

1.	♀	6,763 g	0,019 g	2,81‰	Tübingen, 24./6. 1904
2.		6,962	0,019	2,73	„ „
		13,725	0,038		
	D (2)	6,863 g	0,019 g	2,77‰	

Rana temporaria L. Grasfrosch

1.	♂	12,51 g	0,031 g	2,48‰	Tübingen, 23./5. 1905 [4]
2.		13,22	0,031	2,42	„ 18./10. 1906 [4]
3.		19,49	0,058	3,00	Berlin, 26./3. 1910
4.		21,60	0,067	3,10	„ „
5.		23,13	0,054	2,55	„ 7.—10./3. 1911
6.		23,55	0,070	3,00	„ 26./3. 1910
7.		25,50	0,080	3,14	„ 20./3. 1914
8.		26,60	0,080	3,00	„ 26./3. 1910
9.		27,29	0,079	2,94	„ 14./3. 1911
10.		29,20	0,070	2,40	„ 9./12. 1913 [5]
11.		29,35	0,086	2,93	Tübingen, 7./6. 1908

1) Mit großem Fettkörper; Oviducte gering entwickelt.
2) Schon längst abgelaicht.
3) Abgelaicht.
4) Junge Tiere.
5) Aus dem Winterquartier.

12.	♂	30,67 g	0,095 g	3,10‰	Berlin,	26./3. 1910
13.		31,70	0,080	2,52	„	9./12. 1913 [1])
14.		32,95	0,150	4,55	„	26./3. 1910
15.		33,40	0,086	2,57	Tübingen,	20./3. 1906
16.		38,00	0,115	3,00	Berlin,	9./12. 1913 [1])
17.		39,80	0,103	2,59	„	10./12. 1913 [1])
18.		40,26	0,142	3,52	„	16./3. 1911
19.		41,80	0,100	2,44	Tübingen,	20./3. 1906
20.		44,18	0,148	3,35	Berlin,	7.—10./3. 1911
21.		46,50	0,109	2,34	Tübingen,	20./3. 1906
22.		47,00	0,125	2,66	„	„
23.		49,00	0,160	3,27	„	„
24.		49,80	0,135	2,71	„	„
25.		59,80	0,150	2,51	„	„
		835,30	2,324			
D (25)		33,41 g	0,093 g	2,78‰		

		mit Ovar	ohne Ovar		mit Ovar	ohne Ovar		
26.	♀	21,00 g	15,40 g	0,043 g	2,05‰	2,80‰	Berlin,	26./3. 1910
27.		23,54	16,31	0,048	2,04	2,90	„	„
28.		28,65	23,75	0,057	2,00	2,30	„	„
29.		37,30	32,83	0,085	2,28	2,60	„	„
30.		48,76	34,26	0,110	2,25	3,21	„	10./3. 1910
31.		69,50	46.00	0,115	1,65	2,50	Tübingen,	20./3. 1906
		228,75	168,55	0,458				
D (6)		38,13 g	28,09 g	0,076 g	2,00‰	2,71‰		

32.	♀	27,22 g	0,083 g	3,05‰	Berlin,	24./3. 1911 [2])
33.		35,30	0,105	2,97	„	„ [2])
34.		38,10	0,122	3,20	„	7./3. 1911 [2])
		100,62	0,310			
D (3)		33,54 g	0,103 g	3,08‰		

1) Aus dem Winterquartier.
2) Abgelaicht.

Rana esculenta L. Wasserfrosch

1.	♂	12,16 g	0,033 g	2,71‰	Tübingen,	30./6. 1904
2.		20,30	0,043	2,11	„	22./5. 1908
3.		42,15	0,097	2,34	„	7./5. 1908
4.		44,00	0,092	2,10	„	1./5. 1905
5.		48,95	0,123	2,51	„	22./5. 1908
6.		51,50	0,095	1,84	Thüngersheim,	5./8. 1905
7.		61,50	0,125	2,03	„	„
8.		70,50	0,120	1,70	„	„
9.		92,00	0,175	1,90	„	„
		443,06	0,903			
	D(9)	49,23 g	0,100 g	2,04‰		

		mit Ovar	ohne Ovar		mit Ovar	ohne Ovar	
10.	♀	54,60 g	50,60 g	0,124 g	2,27 ‰	2,45‰	Tübingen, 22./5. 1908
11.		55,72	52,62	0,122	2,19	2,32	„ „
12.		68,10	59,10	0,138	2,03	2,34	„ „
13.		92,25	73,75	0,136	1,47	1,84	„ „
		270,67	236,07	0,520			
	D(4)	67,67 g	59,02 g	0,130 g	1,92‰	2,20‰	

14.	♀	46,5 g	0,095 g	2,04‰	Thüngersheim,	5./8. 1905
15.		71,7	0,110	1,53	„	„
16.		78,3	0,130	1,66	„	„
17.		83,5	0,165	1,97	„	„
18.		86,0	0,133	1,55	„	„
19.		89,0	1.150	1.68	„	„
		455,0	0,783			
	D(6)	75,8 g	0,131 g	1,72‰		

Salamandra maculosa Laur.

♂ 1,87‰ D(24)
♀ 1,63‰ D(9)

Molge cristata Laur.

♂ 1,83‰ D(10)
♀ 1,65‰ D(7)

Hyla arborea L.

♂ 6,52‰ D(19)
♀ 3,84‰ D(4)

Bombinator pachypus BP.
2,77‰ D(2)
Bufo vulgaris LAUR.
♂ 3,20‰ D(20)
♀ mit Ovar 2,77‰, ohne Ovar 3,33‰ D(5)
Rana temporaria L.
♂ 2,82‰ D(23)
♀ mit Ovar 2,00‰, ohne Ovar 2,71‰
Rana esculenta L.
♂ 1,99‰
♀ mit Ovar 1,92‰, ohne Ovar 2,20‰.

Innerhalb derselben Art scheint das Herzverhältnis bei den Amphibien nicht ganz so konstant zu sein wie bei den Fischen. Die Abweichungen sind teilweise gar nicht unbedeutend, selbst am gleichen Fundort und zur selben Jahreszeit. Sie lassen keinerlei Regelmäßigkeit erkennen. Bei den Männchen des Kammolchs und vielleicht auch den Männchen des Laubfroschs könnte es den Anschein haben, als ob den kleineren Stücken im allgemeinen ein höheres Herzverhältnis zukäme als den größeren. Doch findet sich selbst in diesen Reihen keine vollständige Regelmäßigkeit. Andere, wie die große Reihe der Herzgewichte des männlichen Grasfroschs (*R. temporaria*), zeigen auch nicht eine Andeutung davon, derart, daß für die Strecke von 19,5—30 g das Herzverhältnis D(9) 2,85‰ beträgt, für die Strecke von über 30—40 g D(5) 2,75‰, für die von über 40 g D(8) 2,82‰, wobei in jeder der 3 Gruppen Schwankungen von 0,75‰ und mehr vorkommen.

Dagegen zeigen sich gewisse beständige Unterschiede zwischen den Geschlechtern. Dabei ist zunächst festzustellen, daß vergleichbare Zahlenwerte am ehesten bei den männlichen Tieren zu erhalten sind. Hier bewirkt die Entleerung der Geschlechtsprodukte nicht eine so gewaltige Einbuße an Körpermasse wie bei den Weibchen. Zwar mag das Herzverhältnis verschieden ausfallen, je nachdem man die Gewichte im Herbst an den ausgeruhten und gut genährten Tieren nimmt, oder aber nach der Besamung der Eier im Frühjahr, wo die lange Fastenzeit während der Winterruhe und die Geschlechtstätigkeit dem Körper zugesetzt haben. Bei den Weibchen aber sind diese Unterschiede ganz gewaltig. Wenn man bei Frühjahrsweibchen unserer Kröten und Frösche das Herzverhältnis berechnet, einmal unter Zugrundelegung des gesamten Körpergewichts

und dann nach Abrechnung der Eierstöcke, so erhält man für den letzteren Fall eine weit höhere Verhältniszahl, wie die Listen für *Bufo vulgaris* ♀, *Rana temporaria* ♀ und *R. esculenta* ♀ zeigen. Ja die abgelaichten Weibchen haben ein noch größeres Herzverhältnis (*Rana temporaria* ♀ mit Eierstock 2,00‰, dieselben ohne Eierstock 2,71‰, abgelaicht 3,08‰); denn sie haben außer den Eiern noch eine Menge Secret aus den Eileiterdrüsen zur Herstellung der Schleimhüllen der Eier geliefert.

Die Vergleichung der Geschlechter ergibt für *Salamandra maculosa, Molge cristata* und *Hyla arborea* ein größeres Herzverhältnis auf seiten der Männchen, das besonders beim Laubfrosch sehr auffällt [D(19) 6,52 gegen D(4) 3,84‰]. Bei der Kröte und den Fröschen dagegen ist das Herzverhältnis der Weibchen nach Abzug der Eierstöcke vom Körpergewicht dem der Männchen ganz oder nahezu gleich, bei *Rana temporaria* sogar größer. Dagegen zeigen die *Rana esculenta* vom August, aus Thüngersheim bei Würzburg, beim ♂ D(4) 1,87, beim ♀ D(6) 1,72‰ Herzverhältnis.

Eine sehr bemerkenswerte Erscheinung zeigt sich bei *Bufo vulgaris*. Die Stücke, die ich in Neapel wägen konnte, zeigen nicht bloß ein viel höheres Körpergewicht [♂ mit 100 g, abgelaichtes ♀ mit 180 g gegenüber ♂ mit höchstens 61 g, ♀ vor dem Ablaichen mit 128 g (ohne Eierstöcke 102 g) bei den Tübinger Stücken], sondern sie haben vor allem auch ein viel größeres Herzverhältnis, wenigstens die ausgewachsenen Stücke. Das Neapler Männchen steht mit 5,5‰ dem Durchschnitt der Tübinger mit 3,2‰ gegenüber. Es ist zu bezweifeln, daß dies einfach eine Folge der bedeutenderen Körpergröße ist; denn gerade einen Einfluß der Körpergröße auf das Herzverhältnis haben wir innerhalb der Art an dem vorliegenden Material für *Bufo* nicht nachweisen können; wo er angedeutet ist, wie bei *Salamandra-* und *Hyla-*♂, findet sich das größere Herzverhältnis bei den kleineren Stücken. Es müssen also wohl die Lebensverhältnisse derart sein, daß sie eine größere Beanspruchung des Herzens in irgendeiner Weise bedingen. Um darüber im einzelnen irgendwelche Vermutung aussprechen zu können, ist die Zahl der untersuchten Stücke und Ortlichkeiten zu gering. Doch dürfte eine Untersuchung auf breiterer Grundlage wohl wichtige Ergebnisse liefern. Vielleicht haben wir die Ursachen für solche Verschiedenheiten in derselben Richtung zu suchen, in der wir die Ursache für die Verschiedenheit des Herzverhältnisses bei den verschiedenen Arten vermuten.

Vergleichen wir nämlich die untersuchten Arten untereinander,

so zeigt sich eine fast völlige Übereinstimmung bei den beiden Schwanzlurchen, und zwar in beiden Geschlechtern. Daß das Herzgewicht der Schwanzlurche, wie schon Meckel (p. 216) betont, geringer ist als das der Froschlurche, nimmt bei ihrer viel geringeren Lebhaftigkeit nicht wunder. Bei den Froschlurchen dagegen finden wir große Verschiedenheiten. Obenan steht der Laubfrosch mit 6,52‰ beim ♂ und 3,84 beim ♀; dann folgt die Erdkröte mit 3,20, der Grasfrosch mit 2,82 und der Wasserfrosch mit 1,99‰. Die Unterschiede sind groß, und wenn auch der Abänderungsspielraum innerhalb der Arten nicht unbedeutend ist, so können doch, bei der genügend großen Anzahl der vorliegenden Gewichtsangaben, nicht etwa durch Zufälligkeit der Auswahl falsche Verhältnisse vorgespiegelt werden.

Am auffälligsten ist der Unterschied bei Gras- und Wasserfrosch. Zweifellos ist der Wasserfrosch als der kräftigere von beiden anzusehen; spricht doch z. B. Gaupp von „der größeren Kraft und vitalen Energie von *Rana esculenta* einerseits und den schwächlichen Habitus von *R fusca* (= *temporaria*) andererseits", und ist es doch bekannt, daß der Wasserfrosch seinen braunen Vetter auffrißt, nicht aber umgekehrt. Man würde also beim Wasserfrosch das größere Herzverhältnis erwarten, nicht beim Grasfrosch. Wir müssen also die Ursache für die höhere Leistungsfähigkeit des Herzens anderswo suchen als in starker Beanspruchung der Muskulatur.

Da liegt der Hauptunterschied zwischen den beiden Froscharten in der Beschaffenheit des Wohnorts. *Rana esculenta* findet sich stets am und im Wasser, an Stellen also, wo die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt, die Verdunstung also auf das Mindestmaß beschränkt ist und wo die Temperaturschwankungen viel geringer sind. *Rana temporaria* jedoch entfernt sich unter Umständen weit vom Wasser, und wenn er auch feuchte Stellen bevorzugt, so ist er doch der Verdunstung an seiner Oberfläche weit mehr ausgesetzt als jener. Durch die Verdunstung von Flüssigkeit aber wird die Binnentemperatur herabgesetzt, und damit sind die Bedingungen für den Ablauf der Lebensvorgänge verschlechtert. Es ergibt sich die Möglichkeit, daß damit höhere Anforderungen an die Leistungen des Herzens gestellt werden, vielleicht derart, daß durch Stoffwechselvorgänge die Binnentemperatur doch auf die Höhe der umgebenden Temperatur gebracht wird, oder in irgendeiner anderen Weise, die ich nicht näher anzugeben vermag. Dazu stimmt es auch, daß *R. temporaria* im Frühjahr schon viel früher aus den Winterquartieren hervorkommt als

R. esculenta, daß er weiter nach Norden und höher ins Gebirge hinauf geht.

Das würde auch die bedeutendere Größe des Herzverhältnisses bei der Kröte und dem Laubfrosch gegenüber den beiden Fröschen erklären. Die Kröte vermag an noch feuchtigkeitsärmeren Stellen zu leben als der Grasfrosch, setzt sich also der Verdunstung und Abkühlung noch mehr aus als dieser; auch kommt sie noch früher als er aus dem Winterquartier und erscheint oft schon im Februar bei Eintritt von Tauwetter. Der Laubfrosch aber lebt hinsichtlich der Verdunstung in noch ungünstigeren Verhältnissen. Er sitzt vom Boden entfernt in Büschen, wo die Luft wenig mit Wasserdampf erfüllt ist. Vor allem aber ist bei seiner Größe die Körperoberfläche im Verhältnis zur Masse viel bedeutender als bei den größeren Arten, und da die Verdunstung der Oberfläche proportional ist, wird ihm auf diesem Wege viel mehr Wärme entzogen. Dabei kann natürlich nicht das Herzverhältnis des Männchens zum Vergleich herangezogen werden, sondern das geringere des Weibchens mit 3,84‰; denn der Unterschied in der Herzgröße der beiden Geschlechter ist ein sekundäres Geschlechtsmerkmal und dürfte vielleicht hauptsächlich durch die größere Lebhaftigkeit der Männchen bedingt sein, nicht durch Verdunstungs- und Temperaturverhältnisse. Immerhin ist auch dann der Unterschied noch recht erheblich.

Die gleichen Gesichtspunkte kommen vielleicht mit in Betracht für die Erklärung der bedeutenden Körpergröße und des hohen Herzverhältnisses der Erdkröte in Neapel; der viel geringere Wasserdampfgehalt der Luft in den Mittelmeerländern muß die Verdunstung sehr steigern, die bedeutendere Körpergröße verringert die Verdunstungsoberfläche und wäre somit eine Anpassung an diese Bedingungen und ebenso vielleicht das hohe Herzverhältnis.

Auch *Salamandra* und *Molge* sind in dieser Beziehung verschieden. *Molge* ist während seines Wasserlebens der Verdunstung entzogen und entwickelt im Wasser auch eine viel größere Lebhaftigkeit als der Feuersalamander in der Luft. Wenn er aber nach der Brunstzeit das Wasser verläßt, unterliegt er ähnlichen Bedingungen wie jener und scheut offenbar die nicht mit Wasserdampf gesättigte Luft weit mehr als jener, da man ihn auch bei Regenwetter seine Schlupfwinkel kaum verlassen sieht, während *Salamandra* dann eifrig herumkriecht.

Auch bei den Amphibien dürfte die Ausdehnung solcher Herzuntersuchungen auf andere Arten und andere Gebiete recht lohnend

sein. In den Regenwäldern der Tropen, in den Steppen der warmen Zonen und in den Grenzgebieten des Vorkommens der Amphibien gegen die subpolaren Regionen wird sich der Einfluß der verschiedenen Lebensbedingungen auch am Herzverhältnis der Anuren geltend machen. Es wäre zu begrüßen, wenn Reisende diesen Verhältnissen Beachtung schenken würden.

3. Reptilien.

Von Reptilien konnte ich das Herzgewicht nur bei 7 Arten ermitteln. Die Ergebnisse folgen hier.

Anguis fragilis L. Blindschleiche

1.	♂	5,93 g	0,009 g	1,52‰	Tübingen,	5./10. 1905 jg.
2.		7,15	0,010	1,4	„	1./7. 1905 jg.
3.		10.80	0,017	1,57	„	5./10. 1905
4.		17,00	0,022	1,30	„	12./5. 1905
5.		24,50	0,040	1,63	„	5./10. 1905
6.		34,00	0,062	1,82	„	31./7. 1905
		99,38	0,160			
	D(6)	16,56 g	0,027 g	1,61‰		
7.	♀	5,51 g	0,010 g	1,81‰	Tübingen,	5./10. 1905
8.		6,93	0,009	1,30	„	10./7. 1906
9.		12,50	0,017	1,36	„	12./5. 1905
10.		14,70	0,018	1,22	„	„
11.		15,95	0,018	1,13	„	24./7. 1906 [1]
12.		18,46	0,020	1,08	„	9./8. 1906 [1]
13.		18,50	0,021	1,13	„	5./10. 1905
14.		19,95	0,027	1,35	„	9./8. 1906 [1]
15.		20,10	0,019	0,94	„	12./5. 1905
16.		21,70	0,025	1,15	„	2./7. 1906 [1]
17.		22,80	0,026	1,14	„	24./7. 1906 [1]
18.		26,28	0,032	1,21	„	28./6. 1906 [1]
19.		27,32	0,041	1,50	„	„ [1]
		230,70	0,283			
	D(13)	17,75 g	0,022 g	1,23‰		

1) Trächtig.

Trächtige Weibchen ohne den Inhalt der Eileiter.

11.	12,35 g	0,018 g	1,46‰	(6 Eier)
12.	14,86	0,020	1,35	(6 Embryonen)
14.	13,35	0,027	2,02	(11 Embryonen)
16.	16,50	0,025	1,51	(13 Embryonen)
17.	17,40	0,026	1,50	(9 Embryonen)
18.	18,48	0,032	1,73	(13 Eier)
19.	19,52	0,041	2,10	(13 Eier)
	112,46	0,189		
D (7)	16,07 g	0,027 g	1,68‰	

Lacerta agilis L. Zauneidechse

1.	♂ 10,11 g	0,024 g	2,37‰	Tübingen,	1./6. 1906
2.	10,5	0,020	1,90	„	10./5. 1906
3.	12,8	0,024	1,90	„	12./5. 1906
4.	13,13	0,036	2,74	„	15./5. 1906
	46,54	0,104			
D (4)	11,64 g	0,026 g	2,24‰		
5.	♀ 12,92 g	0,035 g	2,71‰	Tübingen,	20./7. 1906
6.	13,03	0,025	1,92	„	27./6. 1906 [1]
7.	16,8	0,034	2,02	„	8./5. 1906 [1]
	42,75	0,094			
D (3)	14,25 g	0,031 g	2,20‰		

Lacerta viridis Laur. Smaragdeidechse

1.	♂ 28,5 g	0,060 g	2,10‰	Neapel,	30./3. 1907
2.	30,9	0,065	2,10	„	„
3.	31,0	0,070	2,26	„	„ [2]
4.	36,1	0,080	2,21	„	25./3. 1907
5.	40,3	0,075	1,88	„	28./3. 1907
	166,8	0,350			
D (5)	33,4 g	0,070 g	2,10‰		

1) Mit reifen Eiern im Eileiter.
2) Schwanz abgebrochen, ein Stück regeneriert.

Lacerta vivipara JACQ. Bergeidechse

1.	♀	3,24 g	0,007 g	2,16‰	Berlin, 26./4. 1911
2.		4,08	0,009	2,20	„ 26./4. 1911
		7,32	0,016		
D (2)		3,66 g	0,008 g	2,18‰	

Tarentola mauritanica L. Gecko [1])

1.	♂	8,36 g	0,015 g	1,80‰	Tübingen, 7./8. 1907
2.	♀	8,33	0,014	1,68	„ 7./8. 1907
		16,69	0,029		
D (2)		8,35 g	0,015 g	1,74‰	

Tropidonotus natrix L. Ringelnatter

1.	♂	34,61 g	0,101 g	2,92‰	Berlin, 20./7. 1911
2.		44,09	0,113	2,56	„ 20./7. 1911
3.		54,00	0,166	3,07	„ 20./7. 1911
4.		66,05	0,198	3,00	„ 20./7. 1911
		198,75	0,578		
D (4)		49,69 g	0,145 g	2,91‰	
5.	♀	41,28 g	0,127 g	3,07‰	Berlin, 20./7. 1911
6.		142,0	0,460	3,24	„ 5./11. 1913
		183,28	0,587		
D (2)		91,64 g	0,294 g	3,20‰	

Vipera berus L. Kreuzotter

1.	♂	21,6 g	0,052 g	2,41‰	Berlin, 18./10. 1911
2.		30,45	0,085	2,79	„ 18./10. 1911
		52,05	0,137		
D (2)		26,03 g	0,069 g	2,63‰	

Zu den Zahlen sind nur wenige Bemerkungen nötig. Innerhalb der gleichen Art zeigt sich bei der Blindschleiche ein auffälliger Geschlechtsunterschied im Herzverhältnis; wenn man aber für die trächtigen Weibchen das Herzverhältnis berechnet nach Abzug der Eier bzw. Embryonen, so ist es sogar (mit 1,68 gegen 1,61 ‰) etwas höher als bei den Männchen; für alle Weibchen ergibt sich, wenn man für die trächtigen die verminderten Werte des Körpergewichts einsetzt, D (13) 14,67 g 0,022 g 1,48‰, also immerhin etwas niedriger

1) Aus Bozen (MULSER) bezogen.

als bei den Männchen. Bei der Ringelnatter dagegen scheint das Weibchen ein schwereres Herz zu haben; doch ist bei der geringen Zahl der Stücke das Ergebnis nicht genügend sicher.

Beim Vergleich der Arten untereinander zeigt sich, daß die Blindschleiche das geringste Herzgewicht hat; das kann bei der Trägheit des Tieres nicht überraschen. Die 3 Eidechsen-Arten weichen wenig voneinander ab. Die beiden Schlangen haben das höchste Herzverhältnis. Sie müssen zur Erlangung ihrer Beute nicht nur eine beträchtliche Geschwindigkeit entwickeln, sondern *Tropidonotus* braucht auch einen Kraftaufwand zur Bewältigung der Beutetiere, während die Kreuzotter diese ja durch ihr Gift tötet.

4. Homöotherme Tiere.

Bisher sind für die Untersuchung des Herzgewichts die eigenwarmen Tiere fast ausschließlich herangezogen. Daher sind eine Fülle von Angaben über das Herzgewicht von Vögeln und Säugern vorhanden. Da aber solche Untersuchungen meist von Menschen- und Tierärzten ausgeführt worden sind, und zwar vorwiegend in Rücksicht auf praktische Fragen, wie Krankheitsursachen beim Menschen oder Beurteilung der Leistungsfähigkeit bei Haustieren, so sind es gewöhnlich nur einzelne Formen, die genau durchgearbeitet wurden. Über zahlreiche Arten dehnten ihre vergleichenden Untersuchungen außer Welcker in der Hauptsache die Schüler Bollinger's, Parrot und J. Bergmann aus.[1])

1) Die Veröffentlichung von Dr. med. vet. Löer, 1911, Vergleichende Untersuchungen über die Maße und Proportionalgewichte des Vogelherzens (in: Arch. ges. Physiol., Vol. 140, p. 293—324), darf mit den übrigen nicht in einer Reihe genannt werden. Die Angaben Löer's sind derart unzuverlässig, daß sie eine Berücksichtigung nicht verdienen. Da sie aber schon Verwendung gefunden haben bei Pütter (1919) und etwa noch weiterhin finden könnten, will ich meine Anklage durch einige Beispiele erhärten. Auffällig ist, daß die Abweichungen des Körpergewichts innerhalb der gleichen Art bei Löer viel geringer sind, als etwa bei Parrot oder als ich selbst sie finde. Besonders gilt das für die Geschlechter bei den Raubvögeln. Beim Mäusebussard ergeben seine Zahlen als Durchschnitt für das ♂ D (4) 629 g, für das ♀ D (4) 675 g — ich finde ♂ D (19) 786 g, ♀ D (24) 1020 g; das kleinste von mir gewogene ♀ hat 668 g. Für den Sperber ergibt sich aus Löer's Angaben ♂ D (4) 251 g, ♀ D (5) 273 g; ich finde ♂ D (17) 150 g, ♀ D (11) 242 g und das größte ♂ 229 g. — Bei den Spechten findet sich in Löer's Aufzeichnungen ein unentwirrbares Chaos. Löer's Werte für das Körpergewicht sind für den Schwarzspecht D (8) 61,5 g, für den Grünspecht D (6) 69 g, für den

Einzeluntersuchungen des Herzgewichts besitzen wir für den Menschen (bes. W. Müller, 1883; Gocke, 1883; Oppenheimer, 1889; H. Vierordt, 1890), das Kaninchen (Hasenfeld u. Romberg, 1897; Grober, 1907; E. Müller 1919), das Rind (Schneider, 1904), das Schaf (Seeberger, 1909), das Pferd (M. Müller, 1909), den Hund (Joseph, 1908) und die Katze (Roaf, 1911), sowie über das Schneehuhn (Strohl, 1910) und den west-amerikanischen Sperling (*Zonotrichia leucophrys* (del Piaz, 1911).

Ich lasse hier zunächst die von mir ermittelten Gewichte in systematischer Anordnung folgen. Meine früheren Veröffentlichungen über den Gegenstand enthalten nur Durchschnittswerte für einzelne Arten, keine ausführlichen Listen.

---

großen Buntspecht D (10) 166,7 g. Diese Größenfolge stellt alles auf den Kopf. Parrot führt einen Schwarzspecht von 298 g und einen großen Buntspecht von 68 g auf; meine Wägungen gaben für den Schwarzspecht D (3) 282,6 g, für den Grünspecht D (11) 183,4 g, für den großen Buntspecht D (14) 78,5 g. Ein Irrtum in der Bestimmung so gut gekennzeichneter Tiere ist doch undenkbar; die Annahme einer Verwechslung der Überschriften für die einzelnen Zahlenangaben ist aber mit den Werten selbst nicht vereinhar. Und doch sollen von 8, 6 und 10 Stücken die Gewichte genommen sein, nicht etwa bloß von je einem einzelnen! Und die Herzgewichte dieser 3 Arten! Die Herzen von Grünspecht und großem Buntspecht sollen nach Löer das gleiche absolute Gewicht haben, alle 16 Stück genau $2^1/_2$ g, und das des Schwarzspechtes, bei nahezu gleichem Körpergewicht wie der Grünspecht, nur 1 g. Für den Grünspecht gäbe das ein Herzverhältnis von 36,2‰ — die höchsten bisher bei Vögeln und Säugetieren überhaupt gefundenen relativen Herzgewichte liegen nur wenig über 20‰. Dagegen ergaben die Untersuchungen von Parrot bzw. die meinigen für den Grünspecht 14,63, für den Schwarzspecht 17,24 bzw. 13,00, für den großen Buntspecht 18,54 bzw. 12,54‰. — Als Körpergewicht des Eichelhähers, also auch eines nicht zu verwechselnden Vogels, findet man bei Löer D (6) 259 g, nach Parrot beträgt es D (2) 166,5 g, ich finde D (21) 168 g. Und vollends beim Rebhuhn findet Löer D (7) 703 g Körpergewicht, Parrot findet 346 g, ich D (2) 340,6 g und die gleiche Zahl hat Strohl. Als Herzgewicht des Rebhuhns steht bei Löer die Angabe 101 mmg — soll das Milligramm heißen? Dann würde das Rebhuhn mit 0,143‰ Herzverhältnis einzig unter den Vögeln dastehen. In seinen Tabellen aber berechnet Löer 22,8‰ für das Rebhuhn. Viel zu niedrig sind von Löer die Körpergewichte für das Bläßhuhn mit D (2) 75 g und das grünfüßige Teichhuhn mit D (2) 88 g angegeben; ich finde für das Bläßhuhn D (6) 604,5 g, für das Teichhühnchen D (5) 308,6 g. — Bei 15 Stücken der Goldammer findet Löer das Herzgewicht überall 1 g; ich finde dafür D (8) 0,433 g, Max. 0,475 g. Solche Beispiele lassen sich beliebig häufen. Das Urteil über diese Unstimmigkeiten muß ich dem Leser überlassen.

Ordn. Gallinacei.

Phasianus colchicus L. Jagdfasan

1.	♂	1267,0 g	4,646 g	3,67‰	Weil i. Schönbuch, 3./1. 1907
2.		1285,0	5,590	4,35	Berlin, 12./11. 1912
3.		1345,0	7,335	5,45	Weil i. Schönbuch, 13./1. 1906
4.		1445,0	4,795	3,32	„ 25./1. 1908
		5342,0	22,366		
D (4)		1337,3 g	5,592 g	4,19‰	
5.	♀	1026,0 g	3,640 g	3,54‰	Weil i. Schönbuch, 13./1. 1908

Perdix perdix L. Rebhuhn

1.	♂	315,2 g	1,918 g	6,08‰	Tübingen, 16./2. 1907
2.	♀	366,0	2,776	7,58	„ 2./12. 1905
		681,2	4,694		
D (2)		340,6 g	2,347 g	6,89‰	

Tetrao urogallus L. Auerhuhn

1.	♂	4000,0 g	42,00 g	10,50‰	Berlin, 1./5. 1909
2.		4187,0	>27,85	>6,65	Tübingen, 14./5. 1904 [1]
3.		4263,0	40,27	9,50	Berlin, 1909 [2]
4.		5250,0	40,57	7,72	Berlin, 16./4. 1914
		13513,0	122,84 [3]		
D (3)		4504,3 g	40,95 g	9,09‰	

Lyrurus tetrix L. Birkhuhn

1.	♂	1146,0 g	12,83 g	11,20‰	Berlin, 17./10. 1911
2.		1160,0	12,48	10,76	„ 24./4. 1911
3.		1168,0	15,26	13,00	„ 11./11. 1909
4.		1260,0	12,94	10,27	„ 5./4. 1913
5.		1314,0	16,38	12,46	„ 26./10. 1909
6.		1355,0	14,71	10,86	„ 17./1. 1910
7.		1490,0	12,97	8,70	„ 16./4. 1914 [4]
8.		1505,0	16,42	10,91	„ 5./4. 1910
		10398,0	113,99		
D (8)		1299,8 g	14,25 g	10,96‰	

1) Herz durch ein Schrot verletzt.
2) Genaues Datum fehlt.
3) Das Stück von Tübingen ist ausgelassen.
4) Herz ein wenig verletzt.

Ordn. Columbae.

Columba oenas L. Holztaube

1.	♂	269,5 g	3,438 g	12,70‰	Berlin,	1909

Columba palumbus L. Ringeltaube

1.	♀	443,4 g	6,140 g	13,85‰	Berlin,	3./5. 1912

Ordn. Lari.

Larus ridibundus L. Lachmöwe

1.	♂	237,0 g	2,280 g	9,60‰	Bonn,	16./1. 1918 [2]
2.		246,0	2,375	9,70	„	10./3. 1917 [1][2]
3.		258,5	2,645	10,23	Friedrichshagen,	9./10. 1912 [2]
4.		282,9	2,420	8,55	„	„ [2]
5.		324,0	2,835	8,75	Tübingen,	8./2. 1904
6.		342,4	3,110	9,08	Friedrichshagen,	7./12. 1912 [2]
		1690,8	15,660			
	D (6)	281,8 g	2,610 g	9,27‰		
7.	♀	247,2 g	2,475 g	10,00‰	„	30./12. 1912 [2]
8.		258,0	2,330	9,03	Bonn,	3./2. 1917 [2]
9.		275,0	2,040	7,42	„	18./12. 1916 [2]
10.		276,7	2,630	9,58	Friedrichshagen,	2./5. 1912 [2]
11.		290,4	3,042	10,47	„	30./10. 1911 [2]
		1347,3	12,517			
	D (5)	269,5 g	2,503 g	9,29‰		

Larus canus L. Sturmmöwe

1.	♂	384,7 g	3,86 g	10,03‰	Nordseeküste,	1./4. 1910
2.		425,5	5,09	12,00	„	14./3. 1910
3.		430,0	4,37	10,10	„	„
4.		436,5	4,08	9,34	„	„
5.		453,0	4,00	8,80	„	22./2. 1910
6.		497,0	4,22	8,50	„	„
		2626,7	25,62			
	D (6)	437,8 g	4,27 g	9,75‰		

1) Schrotkanal in der rechten Kammer.
2) Jugendkleid.

7.	♀	411,2 g	3,30 g	8,03‰	Nordseeküste,	22./2. 1910
8.		413,8	3,83	9,25	„	„
9.		420,1	3,64	8,70	„	„
		1245,1	10,77			
D (3)		415,0 g	3,59 g	8,57‰		
10.	♀	539,7 g	6,21 g	11,50‰	„	„

Larus marinus L. Mantelmöwe

1.	♀	1179,0 g	11,03 g	9,27‰	Berlin,	8./3. 1911
2.	♀	1434,0	15,55	10,48	„	4./2. 1911
		2663,0	26,58			
D (2)		1336,5 g	13,29 g	9,98‰		

Alca torda L. Tordalk

1.	♀	640,0 g	5,21 g	8,14‰	Helgoland,	11./2. 1904

Uria troile L. Lumme

1.	♀	994,0 g	>8,635 g	>8,66‰	„	„	„ [1]

Ordn. Grallae.

Rallus aquaticus L. Wasserralle

1.	♀	146,8 g	1,678 g	11,40‰	Bonn,	9./4. 1919

Crex crex L. Wachtelkönig

1.	♀	128,4 g	1,304 g	10,15‰	Berlin,	15./5. 1911
2.		192,0	1,425	7,42	„	15./10. 1910
		320,4	2,729			
D (2)		160,2 g	1,365 g	8,52‰		

Gallinula chloropus L. Teichhühnchen

1.	♂	268,8 g	1,968 g	7,32‰	Friedrichshagen,	23./11. 1911
2.		280,0	1,600	5,07	Bonn,	4./7. 1917
3.		371,0	2,970	8,00	„	8./4. 1919
4.	♀	274,0	>1,725	>6,30	Tübingen,	2./1. 1904 [1]
5.		349,2	1,880	5,38	Berlin,	28./1. 1913
		1543,0	9,143			
D (5)		308,6 g	1,829 g	5,92‰		

1) Schuß durchs Herz.

Fulica atra L. Bläßhuhn

1.	♂	703,0 g	8,382 g	11,92‰	Tübingen,	19./3. 1906 [1]
2.	♀	427,5	4,475	>10,47	Bonn,	8./2. 1919 [2]
3.		514,5	5,090	9,90	„	„ „
4.		554,0	4,550	8,20	Berlin,	19./5. 1910
5.	♀	685,0	6,320	9,23	„	21./5. 1912
6.	♀	742,0	4,867	6,56	„	15./5. 1913
		3626,0	33,684			
D (6)		604,5 g	5,614 g	9,29‰		

Numenius arquatus L. Brachvogel

1.	♀	770,3 g	8,65 g	11,2‰	Berlin,	28./5. 1910
2.	♀	1825,0	9,06	4,96	„	1./5. 1909

Tringa subarquata GÜLDENST. Zwergbrachvogel

1.	♂	40,5 g	0,610 g	15,06‰	Tübingen,	7./10. 1907
2.		51,0	0,760	14,90	„	7./10. 1907 [3]
3.		56,2	0,820	14,60	Berlin,	18./11. 1909
4.	♀	50,1	0,835	16,70	„	„ „
		197,8	3,025			
D (4)		49,5 g	0,755 g	15,78‰		

Tringa alpina L. Alpenstrandläufer

1.	♀	47,4 g	0,765 g	16,14‰	Berlin,	11./10. 1912

Gallinago gallinago L. Bekassine

1.	♀	110,9 g	1,460 g	13,70‰	Berlin,	27./10. 1909
2.	♀	137,9	1,420	10,30	„	4./11. 1909
		248,8	2,880			
D (2)		124,4 g	1,440 g	11,57‰		

Limnocryptes gallinula L. Moorschnepfe

1.	♂	66,9 g	>0,745 g	>11,14‰	Berlin,	22./12. 1911 [4]

Scolopax rusticola L. Waldschnepfe

1.	♀	284,4 g	3,250 g	11,40‰	Berlin,	24./11. 1909

1) Sehr fett.
2) Schuß durchs Herz.
3) Herz etwas verletzt.
4) Sehr fett; Schuß durch eine Vorkammmer.

Vanellus vanellus L. Kiebitz

1.	♂	194,6 g	2,720 g	13,98‰	Berlin,	7./5. 1912
2.	♀	197,4	2,360	12,96	„	27./6. 1910

Charadrins pluvialis L. Goldregenpfeifer

1.	♂	150,0 g	2,575 g	17,17‰	Helgoland,	29./9. 1905
2.		158,0	2,730	17,28	„	1./10. 1905
3.	♀	170,0	3,030	17,80	Berlin,	10./9. 1909 [1]
		478,0	8,335			
D (3)		159,3 g	2,778 g	17,44‰		

Squatarola helvetica L. Kiebitzregenpfeifer

1.	♂	259,3 g	3,190 g	12,27‰	Berlin,	18./11. 1909 [2]

Oedicnemus oedicnemus L. Triel.

1.	♂	272,5 g	2,823 g	10,36‰	Tübingen,	13./11. 1907

Otis tarda L. Trappe

1.	♂	8260 g	86,25 g	10,44‰	Berlin,	8./9. 1913 [3]
2.		12500	135,20	10,82	„	16./4. 1914
3.	♀	5350	51,30	9,59	„	16./12. 1913

Grus grus L. Kranich

1.	♀	1390 g	12,67 g	9,12‰	Tübingen,	23./10. 1908 [4]
2.	♀	2280	18,85	8,27	„	„ [4]
6.	♂	5427	43,50	8,01	Berlin,	11./4. 1911

Ordn. Lamellirostres.

Anser fabalis Lath. Saatgans

1.	♀	1814,0 g	16,460 g	9,10‰	Bonn,	18./2. 1917

Cygnus cygnus L. Wildschwan

1.	♂	7650,0 g	67,10 g	8,77‰	Berlin,	2./3. 1911

1) Herz etwas verletzt.
2) Sehr fett.
3) Schrote durchs Herz.
4) Junger Vogel.

Cygnus olor GM. Höckerschwan

1.	♂	12250,0 g	106,50 g	8,70‰	Berlin, 17./10. 1910

Anas boscas L. Stockente

1.	♀	981,1 g	8,359 g	8,50‰	Tübingen

Mareca penelope L. Pfeifente

1.	♂	619,2 g	5,750 g	9,29‰	Berlin, 7./10. 1909
2.	♀	572,0	7,234	12,80	Bonn, 18./11. 1919
3.		741,0	9,260	12,50	Berlin, 17./10. 1910
4.		772,0	7,560	9,79	Tübingen, 9./11. 1905
		2704,2	29,804		
	D (4)	676,1 g	7,451 g	11,02‰	

Nettion crecca L. Krickente

1.	♂	453,6 g	4,924 g	10,85‰	Tübingen
2.	♀	329,1	3.620	11,00	„
		782,7	8,544		
	D (2)	391,4 g	4,272 g	10,94‰	

Fuligula fuligula L. Reiherente

1.	♂	797,9 g	8,780 g	11,00‰	Berlin, 23./11. 1909
2.	♀	840,8	10.182	12,11	Friedrichshagen, 4./12. 1911
		1637,9	18,962		
	D (2)	818,9 g	9,481 g	11,57‰	

Clangula clangula L. Schellente

1.	♂	930,0 g	10,20 g	10,97‰	Berlin, 28./2. 1910
2.	♀	585,5	6,85	11,70	„ 16./12. 1909
		1515,5	17,05		
	D (2)	757,7 g	8,53 g	11,25‰	

Somateria mollissima L. Eiderente

1.	♀	1379,0 g	12,780 g	9,27‰	Friedrichshagen, 7./12.1912

Mergus albellus L. Zwergsäger

1.	♂	566,0 g	7,570 g	13,40‰	Bonn, 24./2. 1917

Merganser merganser L. Gänsesäger

1.	♂	1425,0 g	18,61 g	13,06‰	Berlin,	30./1.	1912
2.		1725.0	21,10	12,20	„	16./12.	1909
		3150,0	39,71				
D(2)		1575,0 g	19,86 g	12,61‰			
3.	♀	1144,0 g	14,78 g	12,83‰	Bonn,	18./2.	1917
4.		1183,0	12,90	10,90	Cöpenick,	1./3.	1912
5.		1257,0	14,50	11,54	Tübingen,	18./12.	1907
6.		1329,0	14,00	10,53	„	„	„ [1]
7.		1347,0	15,47	11,48	Berlin,	11./12.	1911
8.		1355,7	13,95	10,29	Friedrichshagen,	7./12.	1911
9.		1379,0	18,78	13,57	Berlin,	19./2.	1912
10.		1425,0	15,62	10,96	„	9./12.	1913
11.		1523,0	19,66	12,91	„	19./2.	1912
12.		1694,0	20,16	11,90	„	13./12.	1913
		13636,7	159,82				
D(10)		1363,7 g	15,98 g	11,72‰			

Merganser serrator L. Mittelsäger

1.	♂	1318,8 g	15,12 g	11,46‰	Berlin,	1./2.	1911
2.	♀	956,0	10,40	10,88	„	17./12.	1909
		2274,8	25,52				
D(2)		1137,4 g	12,76 g	11,22‰			

Ordn. Ciconiae.

Ciconia ciconia L. Storch

1.	♀	3445,0 g	28,05 g	8,14‰	Tübingen,	23./10.	1908

Ardea cinerea L. Fischreiher

1.	♂	1082,0 g	9,73 g	9,00‰	Berlin,	4./5.	1911
2.		1280,0	12,94	10,10	Bonn,	4./9.	1917
3.		1300,0	16,97	13,05	„	3./2.	1917
4.		1325,0	17,43	13,16	„	1./3.	1917
5.		1405,0	15,90	11,32	Berlin,	12./2.	1912
6.		1500,0	14,06	9,37	„	20./6.	1910
7.		1582,5	18,60	11,75	„	8./2.	1912

1) Herz vom Schuß verletzt.

8.	♂	1667,0 g	17,91 g	10,70‰	Bonn,	26./2. 1917
9.		1873.0	24.00	12,82	Berlin,	20./1. 1913
		13014,5	147,54			
D(9)		1446,1 g	16,39	11,34‰		
10.	♀	955,0 g	11,77 g	12,32‰	Bonn,	9./2. 1917 [1]
11.		1400,0	14,38	10,30	Berlin,	1909
12.		1502,0	15,52	10,33	Bonn,	18./1. 1918
13.		1507,0	16,36	10,86	Berlin,	3./2. 1913
14.		1544,0	16,40	10,62	Tübingen,	7./2. 1904
15.		1605,0	15,86	9,88	Berlin,	21./12. 1910
16.		1814,0	16.00	8,82	„	17./10. 1910
		10327,0	106,29			
D(7)		1475,3 g	15,18 g	10,29‰		

Ardetta minuta L. Zwergrohrdommel

1.	♂	156,4 g	1,30 g	8,31‰	Tübingen,	1./11. 1907

Botaurus stellaris L. Rohrdommel

1.	♂	897,0 g	6,68 g	7,44‰	Berlin,	13./9. 1913
2.		1059,0	8,76	8,27	„	29./4. 1912
3.		1466,0	14,05	9,65	Neustadt a. Dosse	21./1. 1910
		3422,0	29,49			
D(3)		1140,7 g	9,83 g	8,62‰		

Ordn. Tubinares.

Fulmarus glacialis L. Eissturmvogel

1.	♀	686,0 g	5,83 g	8,50‰	Berlin,	3./2. 1910
2.	♀	802,0	6,08	7,57	„	„ „
		1488,0	11,91			
D(2)		744,0 g	5,96 g	8,00‰		

Ordn. Pygopodes.

Colymbus arcticus L. Polartaucher

1.	♀	1450,0 g	15,283 g	10,54‰	Tübingen,	19./12. 1905

1) Junges Tier, aber mit gut entwickeltem Eierstock.

Podicipes fluviatilis L. Zwergtaucher

1.	♂	170,5 g	1,972 g	11,56‰	Neufahrn b. Freising	
2.		190,5	2,255	11,84	Tübingen,	8./1. 1908
3.	♀	145,3	1,900	13,08	Friedrichshagen,	15./10. 1912
4.	♀	218,0	2,935	13,50	Bonn,	4./1. 1918
		724,3	9,062			
D (4)		181,1 g	2,066 g	12,52‰		

Podicipes cristatus L. Haubentaucher

1.	♂	757,6 g	6,52 g	8,60‰	Berlin,	10./7. 1910
2.		782,0	7,72	9,87	Friedrichshagen,	17./5. 1912
3.		794,0	8,22	10,35	Berlin,	25./7. 1913
4.		1218,0	12,90	10,60	„	19./4. 1910
5.		1374,0	13,62	9,90	„	30./4. 1912
		4925,6	48,98			
D (5)		985,1 g	9,80 g	9,95‰		
6.	♀	633,5	6,368	10,03‰	Friedrichshagen,	24./10.1911
7.		948,0	9,590	10,10	Berlin,	26./10. 1909
8.		967,5	8,360	8,64	„	3./7. 1911
9.		1085,0	11,130	10,26	Friedrichshagen,	27./10. 1911
10.		1145,0	10,500	9,17	„	11./10. 1911
		4779,0	45,948			
D (5)		955,8 g	9,189 g	9,61‰		

Ordn. Accipitres.

Circus cyaneus L. Kornweihe

1.	♂	373,2 g	3,265 g	8,7‰	Berlin,	9./10. 1912

Astur palumbarius L. Habicht

1.	♂	561,0 g	4,355 g	7,76‰	Bonn,	23./6. 1919 [1])
2.		637,0	7,903	12,41	Tübingen,	14./11. 1907 [1])
3.		654,0	5,900	9,02	Bonn,	9./8. 1919
4.		768,0	7,860	10,23	„	2./1. 1917
5.		798,0	8,900	11,15	„	18./12. 1917
6.		886,0	9,445	10,66	Berlin,	18./5. 1909
7.		1052,0	11,580	11,01	„	9./12. 1913
8.		1228,0	10,800	8,80	„	3./6. 1910
		6584,0	66,743			
D (8)		823,0 g	8,343 g	10,14‰		

1) Junge Vögel.

9.	♀	971,0 g	8,86 g	9,12‰	Bonn,	3./10. 1918
10.		1067,0	9,49	8,90	„	29./11. 1917
11.		1084,0	10,90	10,05	„	29./3. 1919
12.		1088,5	9,55	8,77	„	15./11. 1918
13.		1109,0	10,30	9,29	Berlin,	9./11. 1911
14.		1116,0	10,62	9,55	„	13./11. 1913
15.		1135,0	10,49	9,24	„	3./12. 1913
16.		1157,0	8,45	7,30	Bonn,	5./6. 1919
17.		1177,0	12,62	10,70	Berlin,	3./12. 1909
18.		1210,0	10,18	8,41	Bonn,	13./1. 1917 [1]
19.		1221,9	12,85	10,50	Berlin,	12./3. 1911
20.		1329,5	11,36	8,60	„	22./10. 1912 [2]
		13665,9	125,67			
D (12)		1138,8 g	10,93 g	9,19‰		

Accipiter nisus L. Sperber

1.	♂	122,5 g	1,070 g	8,73‰	Tübingen,	8./7. 1905 [3]
2.		124,9	1,335	10,68	Berlin,	19./2. 1912
3.		125,5	1,220	9,76	„	1./5. 1909
4.		135,0	1,260	9,33	Bonn,	24./1. 1918
5.		135,3	1,345	9,94	Berlin,	24./10. 1911
6.		136,0	1,510	11,10	Bonn,	16./11. 1917
7.		140,0	1,510	10,80	Berlin,	3./12. 1913
8.		142,0	1,298	9,14	„	5./12. 1910
9.		143,1	1,265	8,80	„	17./1. 1910
10.		144,7	1,584	10,95	„	7./11. 1911
11.		145,2	1,396	9,61	Tübingen,	14./2. 1907
12.		147,0	1,740	11,90	Bonn,	14./12. 1917
13.		152,5	1,429	9,36	Berlin,	3./11. 1911
14.		163,0	1,355	8,30	Bonn,	23./2. 1917
15.		165,0	1,560	9,50	„	16./2. 1917
16.		199,0	2,120	10,65	„	3./11. 1917
17.		229.0	2,415	10,50	„	11./4. 1918
		2549,7	25,412			
D(17)		150,0 g	1,495 g	9,98‰		

1) Aus der Eifel.
2) Ostpreußen.
3) No. 1, 24, 29—32 zusammengehöriges Paar und deren Junge.

18.	♀	189,7 g	1,795 g	9,85‰	Bonn,	2./1. 1917
19.		203,9	2,170	10,64	Berlin,	15./1. 1912
20.		229,0	2,380	10,40	Bonn,	10./1. 1917
21.		229,8	2,095	9,11	Tübingen,	9./7. 1906
22.		233,8	2,295	9,80	Bonn,	21./1. 1919
23.		237,0	2,150	9,07	Berlin,	3./10. 1911
24.		242,0	1,860	7,68	Tübingen,	8./7. 1905
25.		267,0	2,495	9,30	Bonn,	8./1. 1918
26.		269,5	2,622	9,73	Berlin,	28./10. 1911
27.		278,5	2,512	9,02	Tübingen,	12./6. 1906
28.		282,3	2,390	8,46	Bonn,	3./7. 1919
		2662,5	24,764			
D(11)		242,0 g	2,251 g	9,26‰		

Eben flügge Junge.

29.	♂	219,0 g	1,412 g	6,45‰	Tübingen,	8./7. 1905
30.		229,0	1,390	6,07	„	„ „
31.	♀	234,0	1,425	6,09	„	„ „
32.		241,5	1,422	5,88	„	„ „
		923,5	5,649			
D(4)		230,9 g	1,412 g	6,12‰		

Aquila chrysaetus L. Steinadler

1.	♀	3315,0 g	28,020 g	8,45‰	Berlin,	27./12. 1909 [1]
2.		3440,0	28,250	8,20	„	20./12, 1909
		6755,0	56,270			
D(2)		3377,5 g	28,135 g	8,36‰		

Haliaetus albicilla L. Seeadler

1.	♀	4435,0 g	35,100 g	7,7‰	Berlin,	13./1. 1910

Archibuteo lagopus Brünn. Rauhfußbussard [2])

1.	♂	979,0 g	8,555 g	8,74‰	Berlin,	29./11. 1912
2.	♀	740,0 g	6,245 g	8,44‰	Eberswalde,	28./11. 1911

1) Von der russischen Grenze.

2) Es ist auffällig, daß 9 von den 10 Stücken Weibchen sind; ich kann das nicht für Zufall halten, sondern glaube, daß die Weiber sich eher vor dem Winter zurückziehen als die Männer und daß diese, ähnlich wie bei unseren Buchfinken, im Winter in der Heimat bleiben. So gibt

3.	♀	836,5 g	8,100 g	9,67‰	Greifswald,	18./2.	1910
4.		918,0	8,785	9,57	Berlin,	22./10.	1912
5.		952,0	8,130	8,54	„	10./11.	1911 [1]
6.		980,0	7,975	8,14	Bonn,	26./2.	1917 [2]
7.		988,5	9,180	9,29	Berlin,	23./3.	1910
8.		1014,0	8,270	8,15	„	18./12.	1909
9.		1079,0	8,500	7,88	„	5./12.	1910 [3]
10.		1111,9	6,828	6.10	„	30./11.	1912 [4]
		8619,9	72,013				
D (9)		957,8 g	8,001 g	8,35‰			

Buteo buteo L. Bussard

1.	♂	587,0 g	6,320 g	10,76‰	Bonn,	3./4.	1917
2.		613,0	4,910	8,01	„	17./3.	1917
3.		625,0	5,520	8,80	„	10./5.	1917
4.		681,0	5,520	8,10	Berlin,	2./5.	1910
5.		718,6	6,020	8,38	„	26./7.	1913 [5]
6.		723,0	6,070	8,40	Bonn,	19./1.	1918
7.		728,4	6,780	9,30	Berlin,	1./11.	1910
8.		766,0	6,162	8,04	Tübingen,	15./6.	1904
9.		786,0	6,820	8,70	Bonn,	8./4.	1918
10.		799,0	6,110	7,65	„	24./2.	1919
11.		806,7	6,430	7,97	Berlin,	17./1.	1912
12.		828,0	5,920	7,12	Ostpreußen,	8./12.	1910
13.		832,0	5,570	6,70	Bonn,	2./2.	1917
14.		833,5	5,965	7,15	Berlin,	18./1.	1913
15.		856,0	6,720	8,10	„	12./11.	1909
16.		867,0	5,155	5,94	Bonn,	12./1.	1918
17.		915,0	6,875	7,51	Berlin,	3./2.	1910

BREHM (Vögel, Bd. 1, p. 488) an, daß vom Wanderfalken hauptsächlich die Weibchen ihre Reisen weit nach Süden ausdehnen, die Männchen dagegen mehr im Norden zurückbleiben. NAUMANN (Neuaufl., 5. Bd., p. 199) sagt vom Rauhfußbussard: „Er ist ein harter Vogel, den wohl nur zu strenge Kälte aus seinem Vaterlande vertreibt; denn man sieht ihn in harten Wintern viel häufiger bei uns als in gelinden.“ In harten Wintern müßte man dann wohl auch Männer in größerer Zahl bei uns treffen.

1) Schrote durchs Herz.
2) Vom östlichen Kriegsschauplatze.
3) Sehr fett.
4) Der reichliche Mageninhalt nicht in Abzug gebracht.
5) Schuß durchs Herz.

18.		928,0 g	5,930 g	6,39‰	Bonn,	10./5.	1917 [1])
19.		1042,5	6,477	6,21	Berlin,	24./10.	1912
		14935,7	115,274				
D (19)		786,1 g	6,067 g	7,73‰			
20.	♀	668,0 g	4,455 g	6,67‰	Bonn,	5./7.	1919
21.		801,0	4,834	6,03	Berlin,	27./11.	1911 [2])
22.		803,5	5,525	6,90	Bonn,	30./4.	1917
23.		809,0	5,145	6,36	„	1./8.	1919
24.		895,0	6,760	7,55	Berlin,	29./1.	1910
25.		895,0	6,580	7,35	„	3./10.	1911
26.		922,0	6,385	6,92	„	22./11.	1912
27.		925,0	7,330	7,92	Tübingen,	1./3.	1904
28.		946,5	6,590	6,96	Bonn,	27./1.	1917
29.		964,0	7,805	8,10	„	4./1.	1918
30.		965,0	7,065	7,32	Guben,	11./11.	1912
31.		985,0	7,195	7,30	Bonn,	19./1.	1918
32.		1033,0	7,953	7,69	Tübingen,	22./2.	1904 [2])
33.		1046,0	6,310	6,03	Berlin,	27./2.	1912 [2])
34.		1064,0	8,330	7,83	Bonn,	19./12.	1917
35.		1086,0	6,610	6,10	Berlin,	20./11.	1909
36.		1095,0	8,500	7,76	„	17./11.	1910
37.		1130,8	7,280	6,44	Bonn,	16./12.	1916
38.		1135,0	9,390	8,30	Berlin,	14./12.	1910 [2])
39.		1207,0	9,270	7,70	„	1./2.	1910
40.		1269,0	7,815	6,16	„	17./1.	1913 [2])
41.		1273,0	7,335	5,76	Bonn,	31./12.	1918
42.		1281,0	9,210	7,19	Berlin,	30./11.	1912 [2])
43.		1283,8	9,055	7,06	„	24./11.	1913 [2])
		24481,8	172,727				
D (24)		1020,1 g	7,197 g	7,09‰			

Pernis apivorus L. Wespenbussard

1.	♂	849,0 g	7,440 g	8,76‰	Bonn,	23./8.	1918
2.	♀	777,0	5,840	7,64	„	10./6.	1919
3.	♀	808,5	7,483	9,25	Tübingen,	22./5.	1906
		2434,5	20,763				
D (3)		811,5 g	6,921 g	8,48‰			

1) Aus Rußland. 2) Sehr fett.

Tinnunculus tinnunculus L. Turmfalk

1.	♂	137,1 g	1,510 g	11,01‰	Berlin,	8./5. 1909
2.		169,0	1,850	10,95	Bonn,	2./8. 1919
3.		178,5	1,880	10,50	„	19./6. 1919
4.		183,0	2,090	11,42	„	2./8. 1919
		667,6	7,330			
D(4)		166,9 g	1,832 g	10,98‰		
5.	♀	184,7 g	1,525 g	8,25‰	Bonn,	30./7. 1918
6.		196,8	2,000	10,16	Berlin,	10./2. 1913
7.		203,1	1,805	8,88	Tübingen,	16./7. 1906
8.		213,0	1,990	9,34	Bonn,	9./9. 1919
9.		219,3	2,010	9,17	Berlin,	29./9. 1909 [1]
10.		222,0	2,020	9,10	Bonn,	28./12. 1917
11.		224,2	2,115	9,43	Berlin,	3./10. 1911
12.		230,2	2,450	10,70	Bonn,	24./1. 1917
13.		230,5	2,310	10,02	Berlin,	7./10. 1909
14.		231,0	2,495	10,80	Bonn,	3./1. 1918
15.		257,0	2,420	9,42	Berlin,	22./5. 1909
16.		262,1	2,490	9,50	„	29./9. 1911
		2673,9	25,630			
D(12)		222,8 g	2,136 g	9,58‰		

Falco peregrinus TUNST. Wanderfalk

1.	♂	555,0 g	7,361 g	13,26‰	Tübingen,	16./1. 1908
2.		581,0	8,670	14,90	Bonn,	4./2. 1918
3.		583,8	8.610	14,75	Berlin,	21./12. 1912
		1719,8	24,641			
D(3)		573,3 g	8,214 g	14,33‰		
4.	♀	1052,0 g	17,180 g	16,30‰	Tübingen,	23./1. 1904
5.		1156,5	19,350	16,70	Berlin,	19./2. 1910
		2208,5	36,530			
D(2)		1104,3 g	18,235 g	16,54‰		

Falco subbuteo L. Lerchenfalk

1.	♂	224,0 g	2,610 g	11,65‰	Tübingen,	8./7. 1907
2.	♀	216,6	2.250	10,40	Berlin,	25./11. 1909
		440,0	4,860			
D(2)		220,3 g	2,430 g	11,03‰		

1) Herz durch Schuß verletzt.

Falco aesalon Tunst. Merlin

1.	♂	170,0 g	2,800 g	16,5‰	Bonn,	15./2. 1917
2.	♀	216,0	3.565	16,5	Berlin,	12./11. 1909
		386,0	6,365			
D(2)		193,0 g	3,183 g	16,50‰		

Ordn. Striges.

Asio otus L. Waldohreule

1.	♂	230,0 g	1,790 g	7,78‰	Berlin,	1./8. 1910
2.		231,7	1,870	8,07	„	11./3. 1912
3.		252,2	2,240	8,88	„	10./11. 1910
4.		269,5	1,975	7,33	„	21./12. 1910
5.		277,2	2,080	7,50	„	6./12. 1909
6.		277,6	2,665	9,60	„	4./10. 1912
7.		283,0	2,253	7,90	„	1./2. 1910
8.		299,9	2,415	8,05	„	10./11. 1909
		2121,1	17,288			
D(8)		265,1 g	2,161 g	8,15‰		
9.	♀	290,0 g	2,400 g	8,27‰	Berlin,	1./2. 1910
10.		297,0	2,560	8,60	Bonn,	28./2. 1918
11.		316,0	2,255	7,13	Berlin,	10./11. 1910
12.		322,1	2,460	7,64	„	1./4. 1913
13.		351,2	2,710	7,70	„	6./12. 1909
14.		355.0	2,548	7,18	„	5./12. 1910
		1931,3	14,933			
D(6)		321,9	2,489	7,73‰		

Asio accipitrinus Pall. Sumpfohreule [1])

1.	♂	298,2 g	3,270 g	11,00‰	Berlin,	18./11. 1909
2.		302,5	2,640	8,73	Bonn,	15./11. 1918
3.		305,9	2,577	8,40	Berlin,	16./11. 1909
4.		317,9	2,930	9,22	„	3./10. 1912 [2])
5.		321,8	3,357	10,43	„	8./2. 1912

1) Es ist auffällig, daß alle Stücke, deren Geschlecht bestimmt wurde, ♂♂ sind (ein 8. ♂ bekam ich nach Abschluß des Manuskripts). Sollten hier die Männer geneigter zum Zug sein als die Weiber? Bei *Asis otus* habe ich neben 8 ♂♂ 6 ♀♀ bekommen. Vgl. dazu den Rauhfußbussard. Ich fand in der Literatur keine Bemerkungen darüber.

2) Herz etwas verletzt.

6.		325,0 g	3,025 g	9,30‰	Bonn,	12./8. 1917
7.		330,0	3,375	10,20	„	10./5. 1917 [1]
8.	♀	320,0	3,130	9,80	„	2./1. 1918 [2]
		2521,3	24,304			
	D(8)	315,2 g	3,101 g	9,84‰		

Bubo bubo L. Uhu

1.	♀	1875,0 g	8,810 g	4,70‰	Tübingen,	22./11. 1906 [2]

Syrnium aluco L. Waldkauz

1.	♂	392,7 g	1,790 g	4,53‰	Tübingen,	16./6. 1906
2.		475,7	2,270	4,77	Berlin,	17./12. 1912 [3]
3.		515,0	2,710	5,26	„	3./12. 1913
		1383,4	6,770			
	D(3)	461,1 g	2,257 g	4,89‰		
4.	♀	320,4 g	1,650 g	5,15‰	Berlin,	3./2. 1911 [4]
5.		364,0	1,570	4,30	Bonn,	19./11. 1917
6.		382,5	2,340	6,12	„	4./11. 1918
7.		398,0	2,340	5,90	„	26./5. 1917
8.		424,0	2,168	5,11	Tübingen,	3./8. 1906
9.		492,8	2,450	4,97	Berlin,	9./10. 1911
10.		494,5	2,230	4,51	Bonn,	23./9. 1919
11.		497,9	2,402	4,82	Berlin,	12./10. 1912 [3]
12.		508,0	2,852	5,61	Tübingen,	1./5. 1906 [3]
13.		555,0	2,725	4,90	Bonn,	27./12. 1918
		4437,1	22,727			
	D(10)	443,7 g	2,273 g	5,12‰		

Nyctea scandiaca L. Schnee-Eule

1.	♀	2288,0 g	20,85 g	9,10‰	Berlin,	25./1. 1910

1) Aus Rußland.
2) Gut genährt.
3) Recht fett.
4) Ganz ohne Fett.

Carine noctua Scop. Käuzchen

1.	♂	140,5 g	1,068 g	7,60‰	Tübingen,	16./1. 1907
2.		148,0	1,425	9,60	Bonn,	12./2. 1917
3.		199,8	1,781	8,91	Berlin,	1./3. 1911
4.		267,6	1,783	6,66	Tübingen,	23./11. 1906 [1])
		755,9	6,057			
	D(4)	189,0 g	1,514 g	8,01‰		
5.	♀	155,0 g	1,472 g	9,50‰	Bonn,	26./1. 1917
6.		186,0	1,720	9,20	„	13./11. 1917
7.		195,0	1,495	7,70	„	12./1. 1918
		536,0	4,687			
	D(3)	178,7 g	1,562 g	8,78‰		

Strix flammea L. Schleiereule.

1.	♂	202,0 g	1,482 g	7,40‰	Bonn,	4./9. 1917
2.		231,7	1,710	7,38	Berlin,	29./12. 1910 [2])
3.		239,0	2,085	8,70	Bonn,	5./7. 1917
4.		256,2	2,515	9,80	„	25./11. 1918
5.		332.6	2,720	8,18	„	22./2. 1912
		1261,5	10,512			
	D(5)	252,3 g	2,102 g	8,33‰		
6.	♀	232,0 g	1,985 g	8,60‰	Bonn,	5./7. 1917
7.		283,0	2,110	7,45	„	16./7. 1918
8.		306,6	2,410	7,85	„	1./8. 1918
9.		317,0	2,145	6,76	„	19./9. 1917
10.		339,5	2,845	8,38	„	31./12. 1918
11.		353,0	2,455	6,94	„	9./8. 1919
		1831,1	13,950			
	D(6)	305,2 g	2,325 g	7,62‰		

Ordn. Psittaci.

Melopsittacus undulatus Shaw. Wellensittich

1.	♀	35,2 g	0,374 g	10,62‰	Tübingen,	7./3. 1904

1) Ungeheuer fett; unter der Haut mehr als 66 g Fett abpräpariert.
2) Sehr mager.

Ordn. Coccygomorphae.

Cuculus canorus L. Kukuk

1.	♂	111,0 g	1,440 g	13,00‰	Bonn,	25./4. 1917
2.		124,1	1,578	12,71	Berlin,	19./5. 1909
3.	♀	89,4	0,850	9,51	Bonn,	10./8. 1918
4.	♀	121,0	1,300	10,74	„	22./5. 1917
		445,5	5,168			
D(4)		111,4 g	1,292 g	11,60‰		

Upupa epops L. Wiedehopf

1.	♀	54,3 g	0,673 g	12,39‰	Berlin,	19./4. 1910

Alcedo ispida L. Eisvogel

1.	♂	37,1 g	0,662 g	17,84‰	Berlin,	29./8. 1911
2.		40,0	0,700	17,50	Bonn,	17./4. 1918
3.		42,7	0,678	15,88	Berlin,	20./7. 1911
4.		43,1	0,815	18,91	„	17./10. 1910
5.	♀	29,6	0,498	17,48	Friedrichshagen,	29./11. 1911
6.		36,0	0,745	20,70	Bonn,	11./2. 1917
		228,5	4,098			
D(6)		38,1 g	0,683 g	17,94‰		

Ordn. Pici.

Gecinus viridis L. Grünspecht

1.	♂	135,0 g	2,330 g	17,26‰	Bonn,	1./7. 1919
2.		164,3	2,321	13,88	Berlin,	25./11. 1911
3.		181,0	2,287	12,53	Bonn,	5./1. 1917 [1]
4.		201,5	3,150	15,63	Berlin,	19./10. 1909
5.		202,5	2,960	14,61	„	19./10. 1912 [1]
		884,3	13,048			
D(5)		176,9 g	2,608 g	14,75‰		
6.	♀	177,0 g	2,650 g	14,97‰	Berlin,	25./1. 1912
7.		180,8	2,510	13,88	Bonn,	9./10. 1918
8.		185,4	2,710	14,62	Berlin,	16./11. 1909
9.		192,9	2,855	14,80	„	11./2. 1911

1) Herz durch Schuß verletzt.

10.		198,2 g	2,790 g	14,08‰	Bonn,	5./11. 1918
11.		198,6	2.955	14.87	Berlin,	18./11. 1911
		1132,9	16,470			
	D(6)	188,8 g	2,745 g	14,54‰		

Gecinus canus Gm. Grauspecht

1.	♂	133,8 g	1,685 g	12,59‰	Bonn,	1./10. 1918

Dendrocopus major L. Großer Buntspecht

1.	♂	72,0 g	0,935 g	13,00‰	Bonn,	20./11. 1917
2.		73,0	0,890	12,19	„	18./7. 1918
3.		75,0	0,865	11,53	„	24./10. 1917
4.		77,0	1,060	13,77	Berlin,	6./4. 1910
5.		78,1	1,070	13,70	„	24./11. 1913
6.		79,0	1,030	13,04	Bonn,	24./1. 1918
7.		79,3	0,940	11,85	„	5./11. 1918 [1])
8.		83,0	1,100	13,25	„	29./3. 1917
9.		86,5	1,130	13,07	Berlin,	6./4. 1910
10.		100,0	1,120	11,20	Bonn,	8./2. 1917
		802,9	10,140			
	D(10)	80,3 g	1,014 g	12,63‰		
11.	♀	62,4 g	0,740 g	11,86‰	Berlin,	30./11. 1909
12.		76,0	0,805	10,60	„	29./10. 1912
13.		78,2	1,165	14,90	„	6./4. 1910
14.		78,8	0,920	11,67	„	8./11. 1909
		295,4	3,630			
	D(4)	73,6 g	0,908 g	12,29‰		

Dendrocopus medius L. Mittlerer Buntspecht

1.	♂	56,5 g	0,667 g	11,81‰	Untergruppenbach, 2./4. 1906

Picus martius L. Schwarzspecht

1.	♂	258,0 g	3,377 g	13,09‰	Tübingen,	Juli 1908 [2])
2.	♀	289,5	3,620	12,50	Berlin,	30./11. 1911
3.		300,3	4,020	13,38	„	22./3. 1913
		847,8	11,017			
	D(3)	282,6 g	3,672 g	13,00‰		

1) Herz durch Schuß verletzt. 2) Junges Tier.

Ordn. Cypselomorphae.

Caprimulgus europaeus L. Ziegenmelker

1.	♀	66,2 g	0,693 g	10,47‰	Bonn,	3./8.	1918

Cypselus apus L. Segler

1.	♂	32,17 g	0,442 g	13,73‰	Berlin,	17./6.	1912
2.		33,40	0,413	12,36	Bonn,	9./7.	1914
3.		42,58	0,535	12,56	„	10./6.	1918
4.		45,54	0,554	12,16	Berlin,	20./5.	1911
		153,69	1,944				
D(4)		38,42 g	0,486 g	12,65‰			
5.	♀	24,55 g	0,275 g	11,18‰	Berlin,	22./6.	1913
6.		34,00	0,440	12,94	Tübingen,	22./6.	1906
7.		38,27	0,520	13,58	Berlin,	17./7.	1909
8.		39,26	0,578	14,47	„	28./5.	1910
9.		41,40	0,534	12,90	„	17./7.	1912
10.		44,00	0,570	12,96	Tübingen,	13./6.	1904
11.		49,80	0,671	13,47	„	18./6.	1907
		271,28	3,588				
D(7)		38,75 g	0,513 g	13,23‰			

Ordn. Passeres.

Hirundo rustica L. Rauchschwalbe

1.	♂	12,0 g	0,150 g	12,50‰	Tübingen,	12./10.	1905	[1]
2.		13,2	0,179	13,56	„	„	„	
3.		13,3	0,176	13,23	„	18./10.	1905	
4.		14,0	0,175	12,50	„	10./10.	1905	
5.		16,0	0,231	14,44	„	7./10.	1905	
6.		16,0	0,221	13,81	„	„	„	
7.		16,3	0,230	14,11	„	„	„	
8.		16,5	0,213	12,91	„	„	„	
9.		17,5	0,215	12,28	„	„	„	
10.		18,8	0,270	14,36	Berlin,	29./5.	1909	
		153,6	2,060					
D(10)		15,4 g	0,206 g	13,41‰				

1) Diese und die folgenden jungen Schwalben kamen nach anhaltend schlechtem Wetter ums Leben. Die vom 7./10. 1905 wurden matt gefangen, die übrigen tot aufgefunden.

11.	♀	13,5 g	0,185 g	13,70‰	Tübingen,	10./10.	1905 [1])
12.		14,3	0,195	13,63	„	„	„
13.	♀	12,0	0,157	13,08	„	„	„
14.		13,2	0,210	15,91	„	27./10.	1905
15.		14,5	0,210	14,48	„	26./10.	1905
		221,1	3,017				
D(15)		14,7 g	0,201 g	14,74‰	(Gesamtdurchschnitt)		

Chelidon urbica L. Mehlschwalbe

1.	♂	12,5 g	0,172 g	12,96‰	Tübingen,	11./10.	1905 [1])

Ampelis garrulus L. Seidenschwanz

1.	♂	60,0 g	0,918 g	15,30‰	Berlin,	11./12.	1913
2.	♀	63,0	0,940	14,92	„	„	„
		123,0	1,858				
D(2)		61,5 g	0,929 g	15,11‰			

Phylloscopus sibilatrix Bchst. Waldlaubsänger

1.	♂	9,35 g	0,182 g	19,46‰	Berlin,	11./5.	1909
2.		11,10	0,192	17,30	„	„	„
		20,45	0,374				
D(2)		10,23 g	0,187 g	18,29‰			

Phylloscopus trochilus L. Fitis

1.	♂	9,28 g	0,165 g	17,78‰	Berlin,	11./5.	1909

Erithacus rubecula L. Rotkehlchen

1.	♂	18,5 g	0,197 g	10,65‰	Tübingen,	26./3.	1906

Ruticilla phoenicurus L. Hausrotschwanz

1.	♂	15,7 g	0,260 g	16,57‰	Berlin,	5./5.	1909
2.	♀	15,7	0,180	11,46	Tübingen,	18./8.	1905 [2])

Pratincola rubetra L. Braunkehlchen

1.	♂	15,75 g	0,230 g	14,60‰	Berlin,	16./5.	1913

1) s. Anm. 1 auf voriger Seite.
2) Heuriger Vogel.

Merula merula L. Amsel

1.	♂	88,90 g	0,968 g	10,89‰	Berlin,	24./10.	1911 [1]
2.		93,01	0,970	10,43	„	17./9.	1909
3.		95,40	1,029	10,80	Friedrichshagen,	9./11.	1911 [2]
4.		101,80	1,025	10,07	„	29./11.	1911
5.		125,40	1,088	8,78	Berlin,	15./11.	1909
6.	♀	100,43	1,068	10,63	Friedrichshagen,	3./11.	1911
7.		105,00	1.340	12.76	Tübingen	19./2.	1904
		709,94	7,488				
D(7)		101,42 g	1,069 g	10,54‰			

Merula torquata L. Ringdrossel

1.	♂	111,7 g	1,270 g	11,37‰	Bonn,	19./10.	1918

Turdus pilaris L. Wacholderdrossel

1.	♀	108,0 g	1,250 g	11,6‰	Weil i. Schönbuch,	25./1.	1904

Turdus iliacus L. Weindrossel

1.	♀	69,0 g	0,784 g	11,36‰	Tübingen,	25./10.	1905

Turdus musicus L. Singdrossel

1.	♂	80,5 g	0,845 g	10,5‰	Bonn,	30./9.	1919
2.	♀	83,3	0,803	9,64	„	12./10.	1919
		163,8	1,648				
D(2)		81,9 g	0,824 g	10,06‰			

Anthus trivialis L. Baumpieper

1.	♀	26,8 g	0,255 g	9,5‰	Berlin,	28./5.	1909

Alauda arvensis L. Feldlerche

1.	♂	45,0 g	0,575 g	12,8‰	Bonn,	28./12.	1917

Otocorys alpestris L. Alpenlerche

1.	♂	35,7 g	0,615 g	17,23‰	Berlin,	—	— —

1) Heuriger Vogel.
2) Herz durch Schuß verletzt.

Parus major L. Kohlmeise

1.	♂	16,50 g	0,240 g	14,55‰	Berlin,	30./7. 1909
2.		17,01	0,230	13,52	„	17./9. 1909
3.		17,36	0,238	13,71	„	23./3. 1914
4.		17,80	0,230	12,92	Tübingen,	10./10. 1907
5.		18,30	0,260	14,21	„	28./1. 1904
6.		19,40	0,215	11,10	Berlin,	19./11. 1909
		106,57	1,413			
D(6)		17,76 g	0,236 g	13,26‰		

Parus ater L. Tannenmeise

1.	♂	10,00 g	0,126 g	12,60‰	Berlin,	13./12. 1909
2.	♀	10,75	0,155	14,42	„	11./5. 1909
3.	♀	9,20	0,135	14,67	„	19./11. 1909
4.	♀	9,95	0,122	12,30	„	13./12. 1909
		39,90	0,538			
D(4)		9,98 g	0,135 g	13,48‰		

Parus palustris L. Sumpfmeise

1.	♂	10,2 g	0,130 g	12,74‰	Berlin,	11./5. 1909
2.		10,8	0,122	11,30		
		21,0	0,252			
D(2)		10,5 g	0,126 g	12,00‰		

Parus caeruleus L. Blaumeise.

1.	♂	11,40 g	0,152 g	13,33‰	Berlin,	13./12. 1909
2.		11,85	0,162	13,67	„	13./12. 1909
3.		12,50	0,170	13,60	„	15./11. 1909
4.	♀	11,15	0,145	13,00	„	19./4. 1909
5.	♀	10,59	0,158	14,92	„	30./10. 1911
		57,49	0,787			
D(5)		11,50 g	0,157 g	13,69‰		

Lophophorus cristatus L. Haubenmeise

1.	♀	10,5 g	0,120 g	11,43‰	Berlin,	29./11. 1909

Acredula caudata L. Schwanzmeise

1.	♂	7,50 g	0,112 g	14,93‰	Berlin,	8./11. 1909
2.	♀	7,78	0,095	12,21	„	30./10. 1911
3.	♀	8,40	0,132	15,71	„	12./11. 1909
		23,68	0,339			
D(3)		7,89 g	0,113 g	14,30‰		

Lanius excubitor L. Großer Würger

1.	♂	60,27 g	1,008 g	16,72‰	Tübingen,	13./6. 1907
2.		61,27	1,008	16,44	Berlin,	12./10. 1912
3.		65,30	1,020	15,62	Bonn,	26./9. 1918
4.		71,70	1,100	15,34	Berlin,	25./4. 1911
5.	♀	62,40	1,032	16,54	Tübingen,	14./12. 1907
6.		62,70	1,110	17,54	„	12./2. 1907
		383,64	6,278			
	D(6)	63,94 g	1,046 g	16,36‰		

Lanius senator L. Rotkopfwürger

1.	♂	31,9 g	0,354 g	11,10‰	Berlin,	16./6. 1906

Lanius collurio L. Neuntöter

1.	♂	26,05 g	0,275 g	10,55‰	Tübingen,	14./8. 1905
2.		28,98	0,320	11,03	Berlin,	30./7. 1909
		55,03	0,595			
	D(2)	27,52 g	0,298 g	10,84‰		

Corvus cornix L. Nebelkrähe

1.	♂	424,9 g	3,835 g	9,02‰	Berlin,	— — —[1]
2.		465,5	3,970	8,53	„	30./7. 1909[1]
3.		535,0	4,540	8,49	„	8./11. 1909
4.		565,5	5,768	10,20	„	15./11. 1909
5.		581,0	4,448	7,65	„	5./10. 1909
6.	♀	578,4	4,512	7,80	Friedrichshagen,	3./11. 1911
7.		586,0	5,780	9,86	Berlin,	8./11. 1909
		3736,3	32,853			
	D(7)	533,9 g	4,693 g	8,80‰		

Corvus corone L. Rabenkrähe

1.	♂	501,0 g	4,317 g	8,61‰	Tübingen,	31./12. 1906
2.		512,5	4,621	9,02	„	7./2. 1907
3.		544,0	5,354	9,84	„	12./2. 1907
4.	♀	336,0	2,295	6,83	„	2./6. 1908[1]
5.		411,5	3,588	8,72	„	28./2. 1907
6.		427,5	4,890	11,44	„	23./4. 1907

1) Junge Vögel.

7.	431,0 g	4,632 g	10,75‰	Tübingen,	31./12. 1906
8.	463,0	4,138	8,93	„	15./2. 1907
9.	488,0	4,590	9,41	„	15./2. 1907
10.	492,0	4,745	9,64	Bonn,	14./3. 1919
	4270,5	40,875			
D(9)	474,5 g	4,542 g	9,57‰	(das junge ♀ Nr. 4 ist ausgelassen)	

Corvus cornix × *C. corone*

1. ♂	556,3 g	5,078 g	9,12‰	Berlin,	9./10. 1912

Colaeus monedula L. Dohle

1. ♂	224,8 g	2,680 g	11,97‰	Berlin,	3./5. 1912
2.	236,6	2,460	10,40	„	„ „
	461,4	5,140			
D(2)	230,7 g	2,570 g	11,27‰		

Trypanocorax frugilegus L. Saatkrähe

1. ♂	407,2 g	4,075 g	10,00‰	Berlin,	10./11. 1910
2.	414,5	4,078	9,83	Tübingen,	— — —
3.	432,0	4,750	11,00	„	8./2. 1907
4.	482,6	4,965	10,29	Berlin,	30./8. 1912
5.	528,5	5,190	9,82	„	25./1. 1912
6.	531,6	4,783	9,00	Tübingen,	6./2. 1907
	2796,4	27,841			
D(6)	466,1 g	4,640	9,95‰		
7. ♀	396,3 g	3,680 g	9,29‰	Tübingen,	5./2. 1907
8.	402,5	3,647	9,06	„	7./2. 1907
9.	477,6	5,830	12,21	Berlin,	29./12. 1911
	1276,4	13,157			
D(3)	425,5 g	4,386 g	10,31‰		

Nucifraga caryocatactes L. Nußhäher

1. ♂	144,7 g	2,060 g	14,23‰	Berlin,	23./10. 1913
2.	157,5	1,760	11,17	„	17./10. 1910
3. ♀	132,3	1,582	11,96	„	20./11. 1911
4.	145,9	1,755	12,03	„	20./10. 1911
5.	146,6	2,235	15,26	„	6./10. 1913

6.		148,4 g	1,985 g	13,37‰	Berlin,	20./10. 1911
7.		153,1	1,592	10,40	„	27./11. 1911
8.		153,9	1,805	11,73	„	21./9. 1911
9.		165,1	1,890	11,45	„	24./10. 1913
		1347,5	16,664			
D(9)		149,7 g	1,852 g	12,36‰		

Pica pica L. Elster

1.	♂	220,9 g	2,215 g	10,02‰	Bonn,	30./9. 1918
2.		226,2	>2,873	>12,70	Berlin,	30./1. 1912 [1]
3.		231,8	2,745	11,84	Bonn,	27./2. 1919
4.		235,0	2,420	10,30	„	22./1. 1917
5.		243,4	2.030	8,34	Berlin,	15./1. 1914
		1157,3	12,283			
D(5)		231,5 g	2,457 g	10,61‰		
6.	♀	165,0 g	1,730 g	10,48‰	Bonn,	6./11. 1917
7.		180,0	1,870	10,39	„	21./12. 1917
8.		188,4	>1,965	>10,43	Guben,	11./11. 1913 [1]
9.		189,0	2,215	11,72	Bonn,	24./10. 1917
10.		196,6	2,195	11,16	„	10./10. 1918
11.		198,1	2,070	10,45	„	19./10. 1918
12.		199,4	2,250	11,28	Berlin,	11./10. 1911 [1]
13.		200,0	2,150	10,75	Bonn,	23./2. 1917 [2]
14.		214,0	2,375	11,10	„	13./1. 1917
15.		226,0	2,275	10,06	Berlin,	5./11. 1910
		1956,5	21,095			
D(10)		195,7 g	2,110 g	10,78‰		

Garrulus glandarius L. Eichelhäher

1.	♂	150,3 g	1,755 g	11,67‰	Berlin,	2./5. 1913
2.		162,2	1,805	11,13	„	9./10. 1912
3.		164,6	1,545	9,27	Guben,	11./11. 1913
4.		165,3	1,630	9,86	Berlin,	4./10. 1912
5.		167,5	1,585	9,49	Tübingen,	19./10. 1906
6.		170,4	1,580	9,27	Berlin,	30./8. 1912
7.		171,2	1,632	9,53	Tübingen,	29./5. 1906
8.		173,5	1,620	9,34	„	17./10. 1906

1) Herz durch Schuß verletzt. 2) Aus Ostpreußen.

9.	179,0 g	1,820 g	10,17‰	Berlin,	8./11.	1909
10.	184,8	>1,610	>8,71	„	1./8.	1910 [1]
11.	185,5	1,372	7,39	Tübingen,	8./12.	1906
	1874,3	17,954				
D(11)	170,4 g	1,632 g	9,58‰			
12. ♀	151,4 g	1,538 g	10,16‰	Berlin,	4./10.	1912
13.	154,6	1,425	9,22	Guben,	11./11.	1913
14.	156,0	1,610	10,32	Bonn,	10./3.	1917
15.	157,5	1,437	9,12	Tübingen,	2./3.	1907
16.	158,5	1,642	10,36	„	26./4.	1907
17.	163,5	1,390	8,51	Berlin,	1./11.	1910
18.	172,5	1,680	9,74	„	1./8.	1910
19.	176,3	1,655	9,39	„	26./9.	1911
20.	177,2	1,566	8,78	Friedrichshagen,	3./11.	1911
21.	186,6	1,803	9,66	„	11./10.	1911
	1654,1	15,746				
D(10)	165,4 g	1,575 g	9,52‰			

Oriolus oriolus L. Pirol

1. ♂	68,0 g	1,019 g	14,77‰	Tübingen,	9./7.	1907
2.	68,2	1,335	19,57	Berlin,	16./5.	1913
	136,2	2,354				
D(2)	68,1 g	1,177 g	17,28‰			

Sturnus vulgaris L. Star

1. ♂	72,5 g	1,080 g	14,89‰	Cöpenick,	24./3.	1911
2.	74,6	1,063	14,25	„	24./3.	1911
3.	77,0	1,020	13,25	Tübingen,	10./7.	1905 [2]
4.	84,0	1,167	13,90	Berlin,	14./12.	1909
5.	89,0	1,162	13,05	Tübingen,	1./11.	1907
6. ♀	70,2	0,990	14,10	Berlin,	18./3.	1911 [1]
7.	76,2	1,005	13,05	Tübingen,	7./5.	1904
8.	83,8	1,200	14,32	Berlin,	28./2.	1911
	627,3	8,687				
D(8)	78,4 g	1,086 g	13,85‰			

1) Herz durch Schuß verletzt.
2) Im Jugendkleid.

Fringilla coelebs L. Buchfink

1.	♂	20,75 g	0,280 g	13,49‰	Berlin,	1./4. 1913
2.		20,90	0,275	13,15	„	9./6. 1909
3.		21,45	0,305	14,22	„	19./4. 1909
4.		21,75	0,310	14,25	„	27./3. 1913
5.		21,90	0,320	14,61	„	29./5. 1909
6.		22,03	0,330	14,98	„	26./3. 1913
7.		22,10	0,335	15,15	„	1./4. 1913
8.		22,45	0,330	14,70	„	31./3. 1913
9.		24,00	0,355	14,80	„	26./3. 1913
10.		24,00	0,355	14,80	„	19./4. 1909
11.		24,50	>0,325	>13,27	„	27./3. 1913 [1]
		245,83	3,520			
D(11)		22,35 g	0,320 g	14,32‰		

12.	♀	17,50 g	0,235 g	13,43‰	Berlin,	28./4. 1913
13.		20,29	0,270	13,31	„	3./4. 1913
14.		21,65	0,290	13,40	„	28./5. 1909
15.		22,80	0,249	10,92	„	11./5. 1909
16.		23,09	0,330	14,31	„	4./4. 1913
17.		23,77	0,280	11,78	„	6./5. 1913
		129,10	1,654			
D(6)		21,52 g	0,276 g	12,81‰		

Fringilla montifringilla L. Bergfink

1.	♂	25,00 g	0,330 g	13,20‰	Bonn,	11./1. 1918
2.		27,65	0,360	13,02	Tübingen,	29./1. 1904
3.		28,40	0,375	13,20	„	„ „
4.	♀	25,25	0,347	13,74	„	„ „
5.		27,55	0,363	13,17	„	26./2. 1904
6.	♀	25,70	0,353	13,73	„	12./2. 1904
		159,55	2,128			
D(6)		26,60 g	0,355 g	13,34‰		

Cannabina cannabina L. Hänfling

1.	♂	18,6 g	0,305 g	16,40‰	Berlin,	16./5. 1913

1) Herz durch Schuß verletzt.

Carduelis carduelis L. Distelfink

1.	♂	10,8 g	0,165 g	15,27‰	Tübingen, 19./2. 1906

Passer montanus L. Feldsperling

aus Thiergarten, Kreis Wohlau, 21./3. 1914

1.	♂	23,10 g	0,308 g	13,33‰
2.		24,64	0,378	15,36
3.		24,90	0,343	13,77
4.		26,66	0,360	13,48
		99,30	1,389	
D(4)		24,83 g	0,347 g	14,00‰
5.	♀	22,42 g	0,400 g	17,85‰

Passer montanus L. Feldsperling

aus Zarskoje Selo bei St. Petersburg, 25./2. 1914

1.	♂	25,32 g	0,380 g	15,02‰
2.		26,72	0,492	18,43
3.		27,94	0,485	17,38
4.		28,15	0,416	14,77
5.		28,15	0,440	15,60
6.		28,20	0,405	14,36
7.		28,57	0,436	15,24
8.		28,95	0,520	17,93
9.		29,15	0,378	12,94
10.		29,50	0,510	17,62
11.		29,85	0,425	15,24
		310,50	4,887	
D(11)		28,23 g	0,444 g	15,74‰
	♀	27,60 g	0,420 g	15,21‰

Passer domesticus L. Haussperling [1])

1.	♂	23,00 g	0,254 g	11,04‰	Tübingen,	6./6. 1907 [2])
2.		24,80	0,325	13,10	„	8./12. 1905
3.		25,00	0,350	14,00	„	„ „

1) Ich vermute, daß die hier von Tübingen aufgeführten Sperlinge (No. 1—7 u. 15—19) von niedrigem Gewicht zu *P. montanus* gehören,

4.		25,92 g	0,317 g	12,23‰	Tübingen,	10./7. 1906
5.		26,80	0,345	12,83	„	8./12. 1905
6.		27,00	0,356	13,18	„	23./7. 1904
7.		28,00	0,417	14,53	„	8./12. 1905
8.		30,30	0,385	12,71	Berlin,	19./11. 1909
9.		31,34	0,455	14,53	Thiergarten,	21./3. 1914
10.		31,70	0,438	13,82	Berlin,	29./11. 1909
11.		32,42	0,390	12,03	„	8./10. 1912
12.		32,68	0,425	13,00	Thiergarten,	21./3. 1914
13.		32,80	0,475	14,48	„	„ „
14.		33,46	0,508	15,21	„	„ „
15.		34,00	0,505	14,85	„	„ „
		439,22	5,945			
D(15)		29,28 g	0,396 g	13,53‰		
16.	♀	24,30 g	0,300 g	12,34‰	Tübingen,	8./12. 1905
17.		26,00	0,335	12,89	„	„ „
18.		26,05	0,363	13,93	„	6./12. 1907
19.		27,70	0,350	12,63	„	8./12. 1905
20.		27,70	0,338	12,20	Berlin,	9./6. 1909
21.		28,00	0,376	13,43	Tübingen,	8./12. 1907
22.		29,97	0,410	13,67	Berlin,	8./10. 1912
23.		30,30	0,377	12,44	Thiergarten,	21./3. 1914
24.		30,74	0,440	14,33	„	„ „
25.		30,95	0,363	11,73	Tübingen,	6./7. 1907
		281,71	3,652			
D(10)		28,17 g	0,365 g	12,96‰		

Gesonderte Berechnung ergibt für

Tübinger	♂	D(7)	25,79 g	0,338 g	13,09‰
„	♀	D(5)	26,41	0,345	13,06

besonders die vom 8./12. 1905, die lebend gefangen wurden; doch habe ich jetzt keine Möglichkeit, das noch aufzuklären. Ich stelle sie deshalb hierher, um so mehr als das Herzverhältnis des Feldsperlings von dem des Haussperlings nur wenig abweicht. Für weitere Überlegungen berechne ich das Herzverhältnis der Tübinger Sperlinge und das der norddeutschen gesondert.

2) Junges Tier.

Norddeutsche	♂	D(8)	32,34 g	0,448 g	13,84‰
„	♀	D(5)	29,93	0,386	12,90

Passer domesticus L.

aus St. Petersburg, 23./2. 1914

1.	♂	31,45 g	0,463 g	14,70‰
2.		32,30	0,563	17,43
3.		32,32	0,500	15,48
4.		32,92	0,482	14,65
5.		33,46	0,530	15,82
6.		34,55	0,480	13,87
7.		35,20	0,520	14,77
8.		35,35	0,615	17,37
		267,55	4,153	
D(8)		33,44 g	0,519 g	15,52‰
9.	♀	29,35 g	0,460 g	15,64‰
10.		31,79	0,468	14,71
11.		32,31	0,475	14,70
12.		32,80	0,490	14,94
13.		33,37	0,475	14,25
		159,62	2,368	
D(5)		31,92 g	0,474 g	14,84‰

Loxia curvirostra L. Kreuzschnabel

1.	♂	37,06 g	0,640 g	17,27‰	Tübingen,	8./2. 1904
2.		39,05	0,743	19,03	„	21./3. 1904
		76,11	1,383			
D(2)		38,06 g	0,692 g	18,17‰		

Chloris chloris L. Grünling

1.	♂	20,50 g	0,290 g	14,15‰	Bonn,	21./6. 1918
2.		25,55	0,455	17,81	Berlin,	8./7. 1913
		46,05	0,745			
D(2)		23,03 g	0,373 g	16,18‰		

Coccothraustes coccothraustes L. Kernbeißer

1.	♂	48,74 g	0,610 g	12,52‰	Berlin,	13./12. 1913
2.		54,55	0,785	14,39	Tübingen,	16./3. 1904
3.		59,90	0,800	13,35	„	„ „
		163,19	2,195			
D(3)		54,39 g	0,732 g	13,45‰		

Emberiza citrinella L. Goldammer

1.	♂	26,25 g	0,365 g	13,90‰	Berlin,	21./4. 1909
2.		28,50	0,475	16,66	„	9./6. 1909
3.		28,90	0,448	15,50	„	24./4. 1909
4.		32,13	0,470	14,63	Tübingen,	28./1. 1904
5.		32,50	0,382	11,75	„	22./12. 1906
6.	♀	29,70	0,445	15,00	„	6./2. 1906
7.		31,55	0,430	13,63	„	24./1. 1904
8.		31,80	0,445	14,00	Berlin,	24./4. 1909
		241,33	3,460			
D(8)		30,17 g	0,433 g	14,16‰		

Emberiza calandra L. Grauammer

1.	♂	54,8 g	0,948 g	17,30‰	Berlin,	25./4. 1911

Emberiza schoeniclus L. Rohrammer

1.	♀	17,7 g	0,274 g	15,48‰	Berlin,	21./4. 1909

Sitta europaea L. Spechtmeise

1.	♀	20,0 g	0,250 g	12,50‰	Berlin,	10./1. 1918

Certhia familiaris L. Baumläufer

1.	♀	9,0 g	0,155 g	17,22‰	Berlin,	8./11. 1909

Ordn. Insectivora.

Talpa europaea L. Maulwurf

1.	♂	28,00 g	0,184 g	6,57‰	Tübingen,	6./6. 1905
2.		48,30	0,296	6,12	„	16./6. 1905
3.		56,80	0,305	5,35	„	16./7. 1904
4.		57,60	0,380	6,59	„	13./2. 1906
5.		59,00	0,369	6,25	„	24./6. 1905
6.		60,50	0,364	6,00	„	30./6. 1904
7.		62,00	0,385	6,21	„	29./6. 1905
8.		62,30	0,313	5,02	„	28./11. 1906
9.		63,10	0,398	6,31	„	8./1. 1907
10.		63,45	0,422	6,65	„	28./10. 1907
11.		65,80	0,398	6,05	„	19./1. 1907
12.		66,15	0,398	6,02	„	1./11. 1907
13.		66,33	0,386	5,82	„	29./1. 1907

14.	67,50 g	0,428 g	6,34‰	Tübingen,	5./12. 1906
15.	68,05	0,345	5,07	„	8./6. 1908
16.	69,95	0,365	5,23	„	22./1. 1907
17.	71,42	0,371	5,19	„	25./10. 1906
18.	71,70	0,439	6,12	„	5./7. 1907
19.	75,45	0,446	5,91	„	13./11. 1908
20.	75,90	0,442	5,82	„	23./6. 1908
21.	76,55	0,558	7,29	„	5./4. 1906
22.	77,10	0,430	5,60	Berlin,	20./6. 1913
23.	80,05	0,452	5,65	Tübingen,	18./5. 1907
24.	80,80	0,482	5,96	„	3./5. 1906
25.	81,50	0,425	5,21	„	30./5. 1905
26.	83,50	0,450	5,37	„	5./5. 1905
27.	84,50	0,475	5,62	„	15./5. 1905
28.	86,30	0,412	4,77	„	4./6. 1907
	1909,60	11,118			
D(28)	68,20 g	0,397 g	5,82‰		
29. ♀	41,70 g	0,252 g	6,04‰	Tübingen,	20./6. 1907
30.	51,50	0,360	6,99	„	30./3. 1906
31.	53,00	0,290	5,47	„	24./6. 1905
32.	53,70	0,326	6,07	„	15./2. 1906
33.	54,00	0,313	5,80	„	14./12. 1906
34.	56,70	0,349	6,14	„	29./10. 1907
35.	61,00	0,350	5,74	„	7./3. 1906
36.	61,00	0,335	5,50	„	16./6. 1905
37.	62,00	0,390	6,29	„	5./5. 1906
38.	65,60	0,382	5,82	„	15./4. 1908
39.	69,45	0,505	7,27	„	12./6. 1906
40.	72,00	0,410	5,70	„	5./5. 1906
41.	72,20	0,395	5,47	„	25./4. 1907
42.	73,60	0,365	4,96	„	27./4. 1908
43.	73,80	0,341	4,62	„	14./5. 1907
44.	79,00	0,353	4,47	„	30./5. 1905
45.	84,05	0,395	4,43	„	7./5. 1908
	1084,30	6,111			
D(17)	63,80 g	0,359 g	5,64‰		
46. ♀	56,35 g	0,360 g	6,39‰	Tübingen,	7./4. 1906
47.	67,70	0,360	5,32	„	22./7. 1904
48.	79,50	0,371	4,66	„	17./5. 1906

Crocidura russulus Herm. Hausspitzmaus

1.	♂	7,07 g	0,067 g	9,48‰	Tübingen,	16./10. 1906
2.		7,39	0,072	9,74	„	13./10. 1906
3.		7,50	0,074	9,87	„	7./12. 1906
4.		7,52	0,071	9,44	„	16./10. 1906
5.		8,40	0,078	9,29	„	15./10. 1906
6.		9,40	0,080	8,52	„	20./10. 1906
7.		9,66	0,092	9,52	„	17./12. 1906
8.		9,83	0,100	10,17	„	21./12. 1906
9.		11,90	0,112	9,41	„	5./12. 1906
		78,67	0,746			
D(9)		8,74 g	0,083 g	9,48‰		
10.	♀	8,44 g	0,104 g	12,32‰	Tübingen,	1./2. 1907
11.		8,98	0,086	9,58	„	10./10. 1906
12.		9,55	0,094	9,83	„	19./12. 1907
13.		10,80	0,095	8,80	„	26./11. 1906
14.		11,32	0,116	10,25	„	10./12. 1906
15.		11,33	0,092	8,12	„	17./10. 1906
		60,42	0,587			
D(6)		10,07 g	0,098 g	9,72‰		
16.	♀	12,30 g	0,111 g	9,03‰	Tübingen,	25./10. 1907

Erinaceus europaeus L. Igel

1.	♂	699,8 g	3,027 g	4,37‰	Tübingen,	15./5. 1906
2.		812,0	2,906	3,58	„	25./10. 1907
3.		918,0	3,480	3,79	„	2./6. 1904
4.		1241,0	4,060	3,27	„	10./7. 1907
5.	♀	763,0	3,400	4,44	„	6./5. 1905
		4433,8	16,813			
D(5)		886,7 g	3,363 g	3,79‰		

Ordn. Chiroptera.

Vesperugo pipistrellus Schreb. Zwergfledermaus

11 Stücke zusammen:

	41,07 g	0,590 g			
D(11)	3,73 g	0,054 g	14,36‰	Tübingen,	5./3. 1904

Myotis myotis Bchst. Gemeine Fledermaus

1.	♂	16,60 g	0,176 g	10,60‰	Tübingen,	Sept.	1904
2.		18,18	0,175	9,62	„	„	„
3.		19,96	0,204	10,22	„	„	„
		54,74	0,555				
D(3)		18,25 g	0,185 g	10,14‰			
4.	♀	23,60 g	0,210 g	9,00‰	Bonn,	28./7.	1919
5.		23,65	0,205	8,67	„	„	„
6.		30,32	0,295	9,73	Tübingen,	Sept.	1904
		77,57	0,710				
D(3)		25,86 g	0,237 g	9,15‰			

Ordn. Rodentia.

Lepus europaeus Pall. Feldhase

1.	♂	2947 g	28,92 g	9,8‰	Berlin,	—	— —
2.		3822	31,64	8,25	Guben,	3./12.	1912
3.		3847	34,64	9,00	„	„	„
4.		3982	36,90	9,27	„	„	„
5.		4107	34,40	8,37	„	„	„
		18705	166,50				
D(5)		3741 g	37,30 g	8,90‰			
6.	♀	4204 g	38,46 g	9,15‰	Guben,	3./12.	1912
7.		4512	39,65	8,78	„	„	„
		8716	78,11				
D(2)		4358 g	39,06 g	8,96‰			

Cuniculus cuniculus L. Wildkaninchen

1.	♂	1607 g	4,93 g	3,07‰	Darmstadt,	2./6.	1905
2.		1725	4,96	2,87	Rügen,	5./2.	1914
3.		2159	5,76	2,67	Guben,	3./12.	1912
		5491	15,65				
D(3)		1830 g	5,13 g	2,85‰			

4.	♀	1223 g	3,04 g	2,48‰	Rügen,	5./2. 1914
5.		1464	5,01	3,42	Darmstadt,	24./5. 1905 [1]
6.		1595	5,21	3,26	„	31./5. 1905
7.		1666	4,57	2,74	„	2./6. 1905
		5948	17,83			
D (4)		1487 g	4,46 g	3,00‰		

Cuniculus cuniculus dom. Hauskaninchen

1.	♂	1934 g	5,42 g	2,80‰	Tübingen,	26./5. 1905
2.		1953	4,76	2,44	„	30./6. 1906
3.		2073	5,86	2,82	„	26./5. 1905
		5960	16,04			
D(3)		1987 g	5,35 g	2,70‰		
4.	♀	1789 g	5,37 g	3,00‰	Tübingen,	30./6. 1906
5.		3215	7,17	2,23	„	8./2. 1904
6.		3617	12,10	3,34	„	3./5. 1904
7.		4790	13,13	2,74	„	1./6. 1907
		13411	37,77			
D(4)		3353 g	9,44 g	2,81‰		

4 Junge, vom gleichen Wurf, 24./2. 1904

8.	58,6 g	0,343 g	5,85‰	Tübingen,	24./2. 1904 [2]
9.	236,5	0,925	3,91	„	8./3. 1904 [3]
10.	565,0	2,131	3,77	„	22./3. 1904 [4]
11.	993,5	2,035	2,05	„	21./4. 1904 [5]

Sciurus vulgaris L. Eichhörnchen

				Tübingen.	
1.	♂	329,5 g	2,255 g	6,84‰	5./11. 1906
2.		339,0	1,826	5,39	25./10. 1907
3.		339,0	2,032	6,00	7./1. 1908
4.		348,8	1,935	5,55	18./3. 1908
5.		349,8	2,263	6,46	30./1. 1908
6.		392,8	2,512	6,40	19./10. 1906

1) Mit ganz kleinen Embryonen.
2) Neugeboren.
3) 14 Tage alt.
4) 28 Tage alt.
5) 56 Tage alt.

7.	♀	336,0 g	1,818 g	5,41‰	25./10. 1907	
8.		371,0	2,120	5,74	17./11. 1906	
9.		388,0	2,537	6,54	22./3. 1904	
		3193,9	19,298			
D (9)		354,9 g	2,144 g	6,04‰		

Berlin.

10.	♂	277,50 g	2,028 g	7,30‰	3./11. 1911	Friedrichshagen
11.		320,25	2,158	6,70	9./10. 1912	
12.		341,55	2,318	6,78	20./11. 1911	Friedrichshagen
13.		359,00	2,360	6,57	11./5. 1909	
14.		371,50	2,285	6,12	— — —	
15.		392,60	2,540	6,47	2./12. 1912	
16.		449,20	2,630	5,41	19./4. 1909	
17.	♀	291,70	1,985	6,80	19./3. 1913	
18.		304,50	2,670	8,70	8./11. 1909	
19.		385,50	2,548	6,61	27./10. 1911	Friedrichshagen
20.		401,50	2,265	5,66	14./11. 1911	
21.		435,50	2,680	6,15	8./11. 1909	
		4330,30	28,467			
D (12)		360,9 g	2,372 g	6,57‰		

Hahnenklee bei Goslar und Lautenthal.

22.	♂	166,75 g	>1,170 g	>7,01‰	11./4. 1914	
23.		171,20	1,685	9,85	11./4. 1914	
24.		297,10	1,704	5,74	30./7. 1914	Hahnenklee
25.		315,33	2,641	8,38		
26.		340,60	2,414	7,09		
27.		349,10	2,248	6,44	30./7. 1914	Hahnenklee
28.		354,30	2,525	7,13		
29.		360,20	2,230	6,17	30./7. 1914	Hahnenklee
30.		365,20	>2,490	>6,82		
31.	♀	221,90	1,468	6,64	17./6. 1914	Lautenthal
32.		343,20	1,793	5,23	22./6. 1914	„
32a.		344,20	1,820	5,29	17./6. 1914	„
33.		378,00	2,612	6,91	Ende April 1914	
34.		391,90	2,288	5,84		
35.		399,20	2,230	5,59	14./6. 1914	Hahnenklee
		4798,18	31,318			
D (15)		319,88 g	2,088 g	6,53‰		

Szittkehmen in Ostpreußen.

36.	♂	199,60 g	>1,158 g	>5,79‰	10./6. 1914 [1])
37.		261,60	1,791	6,83	22./5. 1914
38.		263,15	1,703	6,47	12./5. 1914
39.		299,60	1,998	6,66	„ „
40.		301,60	2,050	6,81	14./5. 1914
41.		304,60	2,247	7,36	12./5. 1914
42.		314,18	2,002	6,54	25./4. 1914
43.		329,00	2,258	6,86	9./5. 1914
44.	♀	183,30	1,122	6,13	10./6. 1914
45.		284,50	1,795	6,30	5./5. 1914
46.		304,20	1,800	6,00	14./5. 1914
47.		322,70	1,810	5,60	6./5. 1914
48.		326,00	1,910	5,86	9./5. 1914
49.		330,00	>1,820	>5,52	27./4. 1914
50.		377,60	>1,900	>5,04	5./5. 1914
		4401,63	27,364		
D(15)		293,44 g	1,824 g	6,21‰	

Guben, Försterei Seemühle.

51.	♂	374,05 g	1,996 g	5,34‰	
52.	♀	245,00	1,745	7,12	
53.		325,85	1,892	5,82	18./4. 1914
		944,90	5,633		
D(3)		314,97 g	1,878 g	5,96‰	

Dornstetten bei Freudenstadt.

54.	♂	303,05 g	1,790 g	5,91‰	
55.		333,65	1,850	5,54	
56.	♀	277,30	1,552	5,60	
57.		317,00	2,028	6,39	
58.		345,66	2,035	5,90	27./4. 1914
		1576,66	9,255		
D(5)		315,33 g	1,851 g	5,87‰	

Thiergarten, Kreis Wohlau.

59.	♂	380,0 g	2,432 g	5,81‰	23./3. 1914
60.	♀	362,95	2,046	5,63	April 1914
61.		379,5	1,900	5,00	23./3. 1914
		1122,45	6,378		
D(3)		374,15 g	2,126 g	5,68‰	

1) Herz durch Schuß verletzt.

Kochendorf.

62.	♂	325,75 g	1,695 g	5,20‰	16./3. 1914
63.		329,20	1,706	5,18	„ „
64.		333,35	1,510	4,53	„ „
65.		340,40	>1,620	>4,77	22./6. 1914 [1]
66.	♀	326,10	1,690	5,18	16./3. 1914
67.		335,85	1,638	4,93	„ „
68.		367,60	1,865	5,04	„ „
		2358,25	11,724		
D(7)		336,89 g	1,675 g	5,0 ‰	

Myoxus glis L. Siebenschläfer

1.	♂	100,8 g	0,565 g	5,60‰	Giengen a. Br., 17./6. 1904
2.		101,5	0,525	5,17	„ „ „
		202,3	1,090		
D(2)		101,2 g	0,545 g	5,33‰	

Cricetus cricetus L. Hamster

1.	♂	206,0 g	0,83 g	4,03‰	Aschersleben, Sommer 1913
2.		217,5	0,97	4,46	„ „ „
3.		229,0	0,94	4,10	„ „ „
4.		250,0	1,00	4,00	„ „ „
5.		255,0	1,03	4,04	„ „ „
6.		270,0	1,09	4,04	„ „ „
7.		311,0	1,28	4,10	„ „ „
8.		335,0	1,45	4,33	„ „ „
9.		373,0	1,96	5,26	„ „ „
10.		394,0	1,43	3,62	„ „ „
		2840,5	11,98		
D(10)		284,1 g	1,20 g	4,22‰	
11.	♀	203,0 g	0,95 g	4,68‰	Aschersleben, Sommer 1913 [2]
12.		204,0	0,97	4,75	„ „ „
13.		233,0	0,91	3,90	„ „ „
14.		245,0	1,23	5,00	„ „ „
15.		250,0	1,25	5,00	„ „ „ [2]

1) Herz mit Schrotkanal.
2) Bald nach Wurf.

16.		258,0 g	0,88 g	3,40‰	Aschersleben, Sommer	1913 [1]
17.		288,0	1,55	5,40	„ „	„ [2]
18.		330,0	1,38	4,18	„ „	„
		2011,0	9,12			
D(8)		251,4 g	1,14 g	4,53‰		

Evotomys hercynicus MEHL. Waldwühlmaus

1.	♂	13,00 g	0,080 g	6,15‰	Eutin,	Aug. 1913
2.		15,80	0,095	6,00	„	23./8. 1913
3.	♀	13,60	0,080	5,88	„	Aug. 1913
4.		24,00	0,130	5,42	„	25./8. 1913
5.		25,52	0,136	5,33	Tübingen,	15./10. 1906
		49,52	0,266			
D(2)		24,26 g	0,133 g	5,37‰	(nur die 2 Erwachsenen!)	

Microtus arvalis PALL. Feldmaus

1.	♀	15,95 g	0,084 g	5,27‰	Tübingen,	29./10. 1906
2.		17,70	0,120	6,78	„	28./2. 1907
3.		23,00	0,120	5,22	Eutin,	4./9. 1913
4.		23,25	0,155	6,67	Tübingen,	5./1. 1907
		79,90	0,479			
D(4)		19,98 g	0,120 g	6,00‰		

Microtus terrestris L. Mollmaus

1.	♀	72,13 g	0,242 g	3,36‰	Tübingen,	6./4. 1908
2.		114,50	0,323	2,82	Bonn,	30./5. 1919 [3]
3.	♀	50,00	0,190	3,80	Olten (Schweiz),	Sommer 1913
4.		73,00	0,275	3,78	„	„ „
5.		79,00	0,300	3,80	„	„ „
		274,13	1,007	(No. 2 ausgelassen)		
D(4)		68,53 g	0,252 g	3,67‰		

Mus musculus L. Hausmaus

1.	♂	9,00 g	0,070 g	7,77‰	Tübingen,	9./6. 1905 [4]
2.		9,10	0,072	7,91	„	„ „ [4]

1) Mit Embryonen (63 g).
2) Bald nach Wurf.
3) Hochträchtig mit 4 Embryonen.
4) Junge Tiere.

3.	9,30 g	0,090 g	9,67‰	Tübingen,	9./6. 1905	1)
4.	9,70	0,080	8,24	„	„ „	1)
5.	10,80	0,100	9,27	„	9./11. 1905	1)
6.	11,50	0,074	6,43	„	9./6. 1905	1)
7.	11,80	0,088	7,46	„	14./2. 1906	1)
8.	13,28	0,088	6,63	„	16./10. 1906	
9.	17,00	0,130	7,64	„	2./12. 1905	
10.	19,00	0,145	7,64	„	11./10. 1905	
11.	21,70	0,171	7,88	„	12./12. 1905	
	142,18	1,108				
D(11)	12,93 g	0,101 g	7,79‰			
12. ♀	10,8 g	0,085 g	7,87‰	Tübingen,	14./2. 1906	
13.	16,8	0,120	7,14	„	5./10. 1905	2)
14.	18,5	0,102	5,51	„	7./10. 1905	
15.	20,0	0,098	4,90	„	9./6. 1905	3)
16.	24,0	0,192	8,00	„	12./12. 1905	
17.	29,4	0,178	6,05	„	6./6. 1905	4)
	119,5	0,775				
D(5)	23,9 g	0,155 g	6,48‰			
18. ♀	14,5 g	0,100 g	6,90‰	Tübingen,	16./10. 1905	

Mus sylvaticus L. Waldmaus

1. ♂	13,87 g	0,103 g	7,43‰	Tübingen,	19./12. 1906
2.	13,90	0,110	7,92	„	7./10. 1907
3.	13,96	0,110	7,88	„	20./12. 1906
4.	14,22	0,112	7,87	„	4./10. 1907
5.	14,85	0,124	8,35	„	21./12. 1906
6.	15,40	0,115	7,47	„	10./10. 1906
7.	15,40	0,116	7,53	„	27./10. 1906
8.	15,72	0,107	6,81	„	9./10. 1907
9.	16,20	0,113	7,00	„	7./10. 1907
10.	16,50	0,125	7,58	„	24./10. 1906
11.	17,00	0,123	7,24	„	10./10. 1905

1) Junge Tiere.
2) Im Beginn der Trächtigkeit.
3) Hochträchtig.
4) Säugend.

12.	17,10 g	0,128 g	7,48‰	Tübingen,	13./12.	1906
13.	17,10	0,124	7,25	„	10./10.	1907
14.	17,65	0,105	5,95	„	30./10.	1906
15.	17,90	0,117	6,54	„	7./1.	1908
16.	18,03	0,125	6,93	„	26./10.	1906
17.	18,54	0,123	6,63	„	„	„
18.	18,70	0,126	6,74	„	7./10.	1907
19.	18,90	0,130	6,88	„	14./10.	1905
20.	19,07	0,125	6,55	„	2./11.	1906
21.	19,20	0,135	7,04	„	10./10.	1905
22.	20,06	0,133	6,63	„	27./10.	1906
23.	20,30	0,143	7,05	„	13./11.	1907
24.	20,51	0,155	7,55	„	18./12.	1905
25.	20,74	0,131	6,32	„	30./11.	1906
26.	22,55	0,167	7,40	„	26./3.	1904
27.	25,45	0,156	6,13	„	1./11.	1906
28.	28,45	0,192	6,75	„	5./1.	1907
	507,27	3,573				
D(28)	18,12 g	0,127 g	7,04‰			
29. ♀	11,77 g	0,100 g	8,50‰	Tübingen,	26./10.	1906
30.	13,50	0,105	7,77	„	2./11.	1905
31.	13,50	0,097	7,18	„	7./10.	1907
32.	13,56	0,092	6,77	„	8./10.	1906
33.	13,85	0,123	8,88	„	20./11.	1906
34.	13,95	0,103	7,38	„	2./11.	1906
35.	14,55	0,107	7,35	„	30./10.	1906
36.	14,60	0,109	7,46	„	21./12.	1906
37.	14,70	0,109	7,41	„	9./10.	1907
38.	14,83	0,134	9,03	„	21./1.	1907
39.	15,00	0,098	6,53	„	9./10.	1905
40.	15,39	0,107	6,95	„	12./10.	1906
41.	15,75	0,098	6,22	„	16./10.	1906
42.	15,92	0,110	6,91	„	12./10.	1907
43.	16,60	0,133	7,82	„	23./10.	1906
44.	17,07	0,125	7,32	„	31./10.	1906
45.	17,48	0,135	7,72	„	29./10.	1906
46.	17,67	0,129	7,30	„	26./10.	1906
47.	17,70	0,127	7,17	„	7./10.	1907
48.	18,60	0,134	7,20	„	26./2.	1907

49.	18,70 g	0,123 g	6,58‰	Tübingen,	27./10.	1906
50.	18,71	0,133	7,11	„	25./10.	1906
51.	20,12	0,125	6,21	„	26./3.	1904
52.	20,25	0,130	6,42	„	18./9.	1905
53.	20,25	0,133	6,56	„	14./11.	1907
54.	20,60	0,162	7,86	„	19./12.	1906
55.	23,22	0,132	5,68	„	16./10.	1906
	447,84	3,213				
D(27)	16,59 g	0,119 g	7,17‰			

Mus minutus Pall. Zwergmaus

1. ♀	5,20 g	0,067 g	12,88‰	Berlin,	17./1.	1911

Mus rattus L. Hausratte

1. ♂	173,0 g	0,735 g	4,25‰	Stralsund,	17./2.	1914
2. ♀	208,0	1,116	5,36	„	„	„
	381,0	1,851				
D (2)	190,5 g	0,926 g	4,86‰			

Mus norwegicus Erxl. (= *decumanus*). Wanderratte

1. ♂	30,27 g	0,178 g	5,88‰	Tübingen,	30./7.	1907
2.	32,00	0,220	6,87	„	15./5.	1905
3.	92,00	0,414	4,50	„	30./1.	1906
4.	137,60	0,539	3,92	„	22./5.	1906
5.	145,00	0,655	4,52	Friedrichshagen	20./1.	1914
6.	158,00	0,620	3,92	„	12./1.	1914
7.	170,00	0,732	4,30	„	21./2.	1914
8.	199,40	0,805	4,04	„	20./1.	1914
9.	200,00	0,840	4,20	„	„	„
10.	215,00	0,828	3,85	„	„	„
11.	230,00	0,751	3,26	„	24./1.	1914
12.	233,50	0,990	4,24	„	5./2.	1914
13.	234,50	1,045	4,46	Tübingen,	5./5.	1906
14.	236,50	0,955	4,04	„	16./3.	1906
15.	241,00	0,920	3,81	Friedrichshagen,	12./1.	1914
16.	249,50	1,008	4,04	„	21./2.	1914
17.	298,20	1,435	4,81	Tübingen,	20./7.	1907
18.	311,50	1,125	3,61	„	21./2.	1906
19.	362,00	1,321	3,62	„	23./1.	1908
	3621,70	14,569	(No. 1—3 ausgeschlossen)			
D(16)	226,36 g	0,911 g	4,03‰			

20.	♀	147,6 g	0,782 g	5,30‰	Tübingen,	18./7.	1907
21.		197,0	0,950	4,82	Friedrichshagen,	16./2.	1914
22.		201,5	0,749	3,72	Tübingen,	14./2.	1906
23.		232,2	1,030	4,43	„	18./7.	1907
		778,3	3,511				
D(4)		194,6 g	0,878 g	4,51‰			

Ordn. Carnivora.

Canis lupus L. Wolf

1.	♀	26000 g	264,3 g	10,17‰	Berlin,		1914

Vulpes vulpes L. Fuchs

1.	♂	4627 g	36,61 g	7,90‰	Guben,	14./11.	1913
2.		5110	58,25	11,40	Berlin,	8./11.	1912
3.		5870	69,50	11,84	Guben,	3./1.	1914
4.		5932	50,80	8,56	Tübingen,	1./11.	1907
5.		6270	64,20	10,23	Berlin,	10./11.	1913
6.		6437	50,65	7,87	Tübingen,	1./11.	1907
7.		6550	69,95	10,68	Berlin,	19./12.	1915
8.		7620	59,20	7,77	„	10./11.	1913
		48416	459,16				
D(8)		6052 g	57,40 g	9,48‰			
9.	♀	5635 g	48,00 g	8,52‰	Berlin,	2./12.	1912
10.		5739	58,82	10,25	„	19./12.	1912
11.		5990	58,80	9,82	Tübingen,	14./1.	1904
12.		6900	61,90	9,00	Berlin,	18./11.	1913
13.		7443	60,90	8,18	Tübingen,	13./3.	1904 [1])
		31707	288,42				
D(5)		6341 g	57,68 g	9,10‰			

Meles taxus L. Dachs

1.	♂	11124 g	82,85 g	7,45‰	Tübingen,	15./3.	1904

1) Mit 8 Embryonen.

Mustela martes L. Baummarder

1.	♂	1777,0 g	14,44 g	8,12‰	Tübingen,	10./2. 1904
2.	♀	1033,6	8,12	7,85	„	12./6. 1906
3.		1117,0	8,03	7,19	„	3./3. 1904 [1])
		3927,6	30,69			
D(3)		1309,2 g	10,23 g	7,82‰		

Mustela foina Erxl. Steinmarder

1.	♂	1402 g	10,49 g	7,48‰	Berlin,	14./10. 1912
2.		1615	11,81	7,31	Tübingen,	17./2. 1904
		3017	22,30			
D(2)		1509 g	11,15 g	7,39‰		

Putorius putorius L. Iltis

1.	♂	458,0 g	3,695 g	8,07‰	Berlin,	10./10. 1911
2.		1267,5	8,535	6,73	Tübingen,	6./2. 1904
3.	♀	612,5	4,890	8,00	Bonn,	27./6. 1919
4.		1772,0	9,870	5,60	Berlin,	16./3. 1910
		3039,5	18,405	(nur No. 2 u. 4)		
D(2)		1519,8 g	9,203 g	6,05‰		

Putorius nivalis L. Mauswiesel

1.	♂	32,7 g	0,304 g	9,30‰	Tübingen,	4./10. 1907
2.		72,4	0,720	9,94	Eutin,	16./9. 1913
3.		79,5	0,785	9,87	Olten (Schweiz),	16./9. 1913
4.	♀	33,1	0,320	9,66	Eutin,	16./9. 1913
		217,7	2,129			
D(4)		54,4 g	0,532 g	9,78‰		

Putorius ermineus L. Hermelin

1.	♂	185,44 g	1,714 g	9,24‰	Berlin,	9./11. 1911
2.		209,20	2,014	9,36	„	„ „
3.		235,90	2,252	9,54	„	20./1. 1912
4.		236,50	2,435	10,30	„	29./11. 1910
5.		293,40	2,490	8,48	Guben,	25./2. 1914
		1160,44	10,905			
D(5)		232,09 g	2,181 g	9,39‰		

1) Mit jungen Embryonen.

6.	♀	95,87 g	0,882 g	9,22‰	Berlin,	10./2.	1913
7.		126,00	1,492	11,84	Tübingen,	21./3.	1904
8.		163,32	1,406	8,61	„	25./3.	1907
9.		196,22	1,537	7,83	Berlin,	19./7.	1911
10.		223,45	2,070	9,26	„	15./12.	1911
		804,86	7,387				
D(5)		160,97 g	1,477 g	9,18‰			

Lutra lutra L. Fischotter

1.	♂	5005 g	40,15 g	8,02‰	Berlin,	16./2.	1910

Felis catus L. Wildkatze

1.	♂	3500 g	17,30 g	4,94‰	Berlin,	24./12.	1913 [1])
2.	♀	3600	18,40	5,10	Blankenburg a. H.,	11./12.	1913

Felis libyca OL. domestica. Hauskatze

1.	♂	293 g	1,525 g	5,20‰	Tübingen,	6./6.	1905
2.		309	1,638	5,30	„	„	„
3.		3180	15,535	4,88	„	18./12.	1905
4.		3300	19,000	5,75	„	20./10.	1905
5.		3340	11,550	3,46	„	7./11.	1908
6.	♀	2300	9,835	4,16	„	28./7.	1905
		12120	55,920				
D(4)		3030 g	13,980 g	4,61‰			

Ordn. Ungulata.

Sus scrofa L. Wildschwein

1.	♂	76000 g	354,5 g	4,53‰	Saupark b. Springe	23./11.	1912
2.		84500	330,5	3,91	„	„	„
3.		86000	315,7	3,67	„	„	„
4.		91000	358,5	3,94	„	„	„
5.		92000	388,5	4,22	„	„	„
6.		104500	389,3	3,72	„	„	„
7.		117000	424,0	3,62	„	„	„
		651000	2561,0				
D(7)		93000 g	365,9 g	3,93‰			

1) Aus Ungarn.

8.	♀	80000 g	350,0 g	4,37‰	Saupark b. Springe,	24./11.	1912
9.		81000	>331,8	>4,09	„	„	„ [1]
10.		85000	366,2	4,31	„	„	„
		165000	716,2	(nur Nr. 1 u. 3)			
D(2)		82500 g	358,1 g	4,34‰			

Capreolus capreolus L. Reh

1.	♂	17000 g	153,30 g	9,02‰	Guben,	20./5.	1913
2.	♀	19000	>168,90	>8,89	Springe,	19./12.	1912
3.		19750	182,54	9,24	„	23./12.	1912 [2]
4.		19800	159,00	8,03	„	27./12.	1912 [3]
5.		20500	182,75	8,91	„	25./12.	1912 [2]
6.		20500	177,00	8,63	Guben,	11./11.	1913
7.		20750	189,55	9,13	Springe,	27./12.	1912 [3]
8.		21000	205,20	9,77	„	25./12.	1912
9.		21000	220,40	10,49	„	„	„
10.		21500	196,45	9,14	„	10./12.	1912 [3]
11.		22500	196,80	8,74	Guben,	11./11.	1913
12.		24000	211,55	8,81	Springe,	27./12.	1912 [4]
13.		24500	195,45	8,00	„	„	„ [4]
14.		24800	214,50	8,65	„	„	„ [4]
15.		28500	276,35	9,69	„	19./12.	1912 [5]
		325100	2929,70				
D(15)		21673 g	195,31 g	9,01‰			

Cervus dama L. Damhirsch

1.	♀	3308 g	34,3 g	10,37‰	Tübingen,	20./6.	1905 [6]

Aus der vergleichenden Betrachtung der Herzverhältnisse ergeben sich bei genügend großem Material eine Anzahl von Gesetzmäßigkeiten, die schon dem ersten Untersucher, Bryan Robinson (mir nur in W. Müller's Bericht zugänglich) auffielen. Robinson folgert zunächst, daß das Verhältnis des Herzgewichts zum Körpergewicht größer ist bei kleinen Tieren als bei großen, größer bei der Maus

1) Vorkammer durch Schuß verletzt.
2) 3jährig.
3) 2jährig.
4) 3—4jährig.
5) 5jährig.
6) Kalb.

als beim Ochsen, größer beim Kinde als beim Erwachsenen und wahrscheinlich größer bei kleinen als bei großen Stücken derselben Art. In vielen späteren Untersuchungen finden sich ähnliche Feststellungen; wir wollen sie an dem gesamten Material nachprüfen.

Besonders wichtig ist das Verhalten des relativen Herzgewichts bei Stücken der gleichen Art, weil sie einwandfrei vergleichbar sind, d. h. weil bei ihnen im allgemeinen die gleichen anatomischen und physiologischen Grundlagen anzunehmen sind. Ist es in der Tat so, daß kleinere Stücke derselben Art, und wie für manche Fälle hinzugefügt werden muß, desselben Geschlechts, ein höheres Herzverhältnis haben als größere? ROBINSON behauptet es nicht sicher. W. MÜLLER (1883) macht die Angabe, daß beim Menschen die Massenzunahme des Herzens nicht mehr proportional dem Körpergewicht, sondern in abnehmendem Verhältnis stattfinde, also schwerere Menschen ein kleineres Verhältnisgewicht des Herzens haben; demgegenüber soll nach OPPENHEIMER das Herz beim Menschen fast stetig gleichmäßig wachsen, nahezu im gleichen Verhältnis wie der Gesamtkörper.

Es ist auch durchaus nicht immer einfach, in den Reihen von Herzgewichten die Abnahme des Verhältnisgewichtes mit zunehmendem Körpergewicht festzustellen. Das Herzverhältnis variiert innerhalb der Art in nicht zu engen Grenzen, und so treten nicht selten Unregelmäßigkeiten auf, die solche Gesetzmäßigkeiten verschleiern. So zeigen meine Listen bei *Crocidura russulus*-♂ (S. 312), beim Grünspecht (S. 296) und bei der weiblichen Elster (S. 304) keinerlei Abnahme des Herzverhältnisses mit zunehmendem Körpergewicht. Dagegen zeigen viele Reihen mit aller Deutlichkeit diese Regelmäßigkeit, so beim Igel (S. 312), beim männlichen Wildkaninchen (S. 313), bei *Evotomys hercynicus* (S. 318), beim männlichen Wildschwein (S. 324, nur Nr. 5 fällt heraus). Als besonders deutlich gebe ich hier die Reihe von *Myotis myotis*-♂ (= *Vespertilio murinus*) nach STROHL's und meinen Untersuchungen und die Reihe der mageren ost- und westpreußischen Stuten nach MAX MÜLLER (1909) wieder; auch die Reihe von *Tringa subarquata* nach PARROT gehört hierher.

Myotis myotis

♂ 9,85 g	0,125 g	12,69‰	(STROHL)
12,10	0,143	11,81	„
14,25	0,158	11,08	„
14,55	0,160	10,99	„
16,05	0,172	10,71	„
16,60	0,176	10,60	vgl. oben S. 313
18,18	0,175	9,62	„
19,96	0,204	10,22	„

Magere ost- und westpreußische Stuten, nach Max Müller.

430 kg	3,70 kg	8,60‰	520 kg	3,90 kg	7,50‰
435	3,60	8,27	520	3,91	7,52
440	3,66	8,18	540	3,80	7,04
460	3,80	8,26	550	3,84	7,00
470	3,70	7,87	580	4,01	6,91
475	3,71	7,81	580	3,91	6,74
490	3,80	7,75	580	3,87	6,67
490	3,50	7,14	595	4,20	7,06
495	3,40	6,87	600	3,95	6,58
495	3,80	7,67	600	3,80	6,33
515	3,70	7,18	620	3,94	6,35

Tringa subarquata Guldenst.[1])

1.	38,00 g	0,755 g	19,87‰
2.	44,50	0,850	19,10
3.	45,80	0,905	19,76
4.	46,29	0,820	17,71
5.	46,50	0,870	18,71
6.	48,50	0,850	17,52
7.	56,15	0,880	15,67
8.	61,03	0,955	15,65

Wo aber solche Regelmäßigkeiten nicht ohne weiteres in die Augen springen, da läßt sich fast ganz allgemein die Abnahme des Herzverhältnisses mit zunehmendem Körpergewicht feststellen, wenn man je eine Anzahl von einander im Körpergewicht benachbarten Stücken zu Gruppen zusammenfaßt und dann die Mittelwerte dieser Gruppen vergleicht. Ich habe meist zwei Gruppen gemacht, einerseits von den Stücken, die kleiner sind als das ermittelte Durchschnittsgewicht der Art, andrerseits von denen, deren Gewicht über dem Durchschnitt liegt. Bei größeren Reihen kann man auch mehr als diese zwei Gruppen machen; Joseph (1908) macht für Haushunde deren 11. Es ist dasselbe Verfahren, das W. Müller beim Menschen angewandt hat. Man findet dann fast immer das Herzverhältnis bei den leichteren Stücken höher als bei den schwereren. Ich gebe hier eine Anzahl solcher Berechnungen:

1) Die Verhältniszahlen, die ich aus Parrot's Werten berechne und hier gebe, weichen von denen Parrot's (1893, p. 514) etwas ab.

Lagopus mutus[1])	D(15)	588,0 g	10,95‰
unter dem Durchschnitt	D (9)	527,3	11,56
über „ „	D (6)	678,7	10,21
Larus canus ♂	D (6)	437,8 g	9,75‰
unter dem Durchschnitt	D (4)	419,2	10,32
über „ „	D (2)	475,0	8,65
Astur palumbarius ♀	D(12)	1138,8 g	9,19‰
unter dem Durchschnitt	D (7)	1081,5	9,28
über „ „	D (5)	1219,1	9,09
Accipiter nisus ♂	D(17)	150,0 g	9,98‰
unter dem Durchschnitt	D(12)	136,8	10,07
über „ „	D (5)	181,7	9,77
Accipiter nisus ♀	D(11)	242,0 g	9,26‰
unter dem Durchschnitt	D (6)	220,5	9,89
über „ „	D (5)	267,9	8,87
Archibuteo lagopus	D(10)	959,9 g	8,39‰
unter dem Durchschnitt	D (5)	885,1	9,00
über „ „	D (5)	1034,7	7,88
Buteo buteo ♂	D(19)	786,1 g	7,73‰
unter dem Durchschnitt	D (9)	692,0	8,69
über „ „	D(10)	870,8	7,02
Buteo buteo ♀	D(24)	1020,1 g	7,09‰
unter dem Durchschnitt	D(12)	881,6	7,15
über „ „	D(12)	1158,6	6,98
Garrulus glandarius ♂	D(11)	170,4 g	9,58‰
unter dem Durchschnitt	D (5)	162,0	10,27
über „ „	D (6)	177,4	9,05
Garrulus glandarius ♀	D(10)	165,4 g	9,52‰
unter dem Durchschnitt	D (6)	155,3	9,71
über „ „	D (4)	178,2	9,47
Passer montanus ♂	D(11)	28,23 g	15,74‰
unter dem Durchschnitt	D (6)	27,41	15,92
über „ „	D (5)	29,21	15,53
Talpa europaea ♂	D(28)	68,20 g	5,82‰
unter dem Durchschnitt	D(15)	59,66	6,00
über „ „	D(13)	78,06	5,66

1) Nach STROHL.

Talpa europaea ♀	D (17)	63,80 g	5,64‰
unter dem Durchschnitt	D (9)	54,96	6,00
über „ „	D (8)	73,70	5,33
Mus musculus ♂	D (11)	12,93 g	7,79‰
unter dem Durchschnitt	D (7)	10,17	8,06
über „ „	D (4)	17,75	7,52
Mus sylvaticus ♂	D (28)	18,12 g	7,04‰
unter dem Durchschnitt	D (16)	15,93	7,29
über „ „	D (12)	21,04	6,79
Mus sylvaticus ♀	D (27)	16,59 g	7,17‰
unter dem Durchschnitt	D (14)	14,35	7,48
über „ „	D (13)	19,00	7,05
Mus norvegicus ♂	D (16)	226,36 g	4,03‰
unter dem Durchschnitt	D (7)	175,00	4,09
über „ „	D (9)	266,30	3,99
Capreolus capreolus ♀	D (14)	22007 g	9,01‰
unter dem Durchschnitt	D (9)	20422	9,15
über „ „	D (5)	24860	8,81

Schafe, nach Seeburger berechnet:

Frankenschafe (Hammel)	D (44)	49860 g	4,38‰
unter dem Durchschnitt	D (21)	45900	4,64
über „ „	D (23)	53400	4,20
Southdownschafe (Bocklämmer)	D (35)	42600 g	4,52‰
unter dem Durchschnitt	D (15)	37030	4,89
über „ „	D (20)	46800	4,29

Rinder, nach Schneider berechnet:

Ochsen	501—600 kg	D (3)	587 kg	4,75‰
	601—700	D (19)	659	4,24
	701—800	D (37)	745	4,05
	801—900	D (21)	838	3,87
Stiere	401—500 kg	D (5)	478 kg	4,85‰
	501—600	D (10)	551	4,64
	601—700	D (9)	656	4,42
	701—800	D (5)	753	4,09
	>800	D (6)	829	3,64

Kühe	D(20)	483,4 kg	4,89‰
unter dem Durchschnitt	D(11)	445,3	5,09
über „ „	D (9)	530,0	4,68

Hunde, nach R. Joseph 1908:

3000— 4000 g ♀	D (6)	8,07‰	♂ (1)	9,69‰
› 4000— 5000	D(13)	7,88	D (4)	7,58
› 5000— 6000	D(12)	7,90	D (7)	6,16
› 6000— 7000	D(10)	7,28	D (8)	7,82
› 7000— 8000	D (9)	7,13	D(13)	6,99
› 8000— 9000	D (6)	7,13	D (7)	8,18
› 9000—10000	D (3)	7,48	D (7)	7,18
›10000—11000			D (2)	7,23
›11000—12000			D (2)	7,13
›12000—13000			D (4)	7,22
›13000—14000			D (2)	6,45

Auch für den Menschen zeigt Gocke's (1883) Liste, die nur normale, durch Unglücksfall verstorbene Stücke enthält, eine regelmäßige Abnahme des Herzverhältnisses mit zunehmendem Körpergewicht.

Mensch, nach Gocke:

45—50 kg	D (5)	46,1 kg	6,13‰
51—55	D (7)	53,6	5,91
56—60	D (5)	59,1	5,78
61—65	D (2)	63,0	5,51[1])
66—70	D(10)	68,1	5,35
71—75	D (2)	73,0	5,07

Dagegen sagt Roaf, daß bei der Katze das Herzgewicht unabhängig vom Körpergewicht variiert. Für das Hauskaninchen läßt sich aus den Zahlenreihen von Hasenfeld u. Romberg (32 Stück), Grober (1907, 31 Stück) und E. Müller ebenfalls keinerlei regelmäßige Abnahme des Herzverhältnisses entnehmen. So berechne ich aus Grober's Zahlen als Durchschnittswert D(31) 1914 g 2,39‰; die Stücke unter Durchschnittsgewicht geben D(16) 1626 g 2,38‰, die über Durchschnittsgewicht D(15) 2222 g 2,39‰. Das liegt

1) Ein abnorm hohes Herzgewicht mit 7,10‰ ist hier fortgelassen.

wohl in der Hauptsache an der Jugend der Tiere, teilweise aber auch an andren Fehlerquellen, wie verschiedner Rasse und Haltung, zuweilen auch Entartung.

Gerade das Umgekehrte, nämlich durchschnittliche Zunahme des Herzverhältnisses mit zunehmendem Körpergewicht, finde ich beim Gänsesäger-♀ und beim Turmfalken-♀.

Merganser merganser ♀	D (10)	1363,7 g	11,72‰
unter dem Durchschnitt	D (6)	1269,3	11,24
über „ „	D (4)	1505,3	12,33
Tinnunculus tinnunculus ♀	D (12)	222,8 g	9,58‰
unter dem Durchschnitt	D (6)	206,5	9,18
über „ „	D (6)	239,2	9,95

Da hier immerhin Reihen von 10 u. 12 Stück vorliegen, so kann nicht von vornherein von einem Zufallsergebnis gesprochen werden, und eine Nachprüfung erscheint wünschenswert.

Eine besondere Besprechung erfordert noch *Zonotrichia leucophrys*, der westamerikanische Sperling, von dem DAL PIAZ (1912)[1]) mit großer Sorgfalt nicht weniger als 285 Stück gewogen hat; er gibt ein Verzeichnis davon, nach dem Körpergewicht geordnet, und kündigt Erörterungen darüber für später an; doch sind mir solche nicht bekannt geworden. Ich habe die Stücke noch nach Geschlechtern getrennt und in verschiedner Weise durchgearbeitet. Teilt man jedes Geschlecht in vier gleich große Gruppen, so erhält man:

♂	⟨21,30 g	D (40)	20,31 g	0,188 g	9,28‰
	⟨22,95	D (40)	22,20	0,205	9,24
	⟨24,01	D (40)	23,49	0,214	9,10
	⟩24,01	D (39)	25,03	0,225	9,00
♀	⟨21,76 g	D (31)	20,85 g	0,195 g	9,37‰
	⟨23,36	D (31)	22,62	0,206	9,22
	⟨24,17	D (31)	23,64	0,217	9,22
	⟩24,17	D (32)	25,09	0,226	9,03

Also genau nach der Regel. Teile ich aber anders, so bekomme ich folgendes Ergebnis:

---

1) Den Hinweis auf diese Veröffentlichung und die Überlassung eines Abdrucks derselben verdanke ich Herrn Dr. HANS STROHL in Zürich. Eine Anfrage beim Verfasser blieb ohne Antwort.

♂	<20 g	D (3)	18,78 g	9,67‰
	20,1—21	D (36)	20,42	9,19
	21,1—22	D (17)	21,56	9,58
	22,1—23	D (27)	22,59	9,08
	23,1—24	D (37)	23,25	9,22
	24,1—25	D (30)	24,61	8,96
	>25,1	D (10)	26,25	9,15
♀	<20 g	D (4)	19,05 g	9,32‰
	20,1—21	D (11)	20,42	9,22
	21,1—22	D (21)	21,62	9,43
	22,1—23	D (17)	22,51	9,34
	23,1—24	D (40)	23,53	9,16
	24,1—25	D (21)	24,63	9,09
	>25,1	D (11)	25,94	8,88

Bei den Weibchen zeigt sich bei den Tieren über 21 g eine ganz regelmäßige Abnahme des Herzverhältnisses; doch wird die Regelmäßigkeit der Reihe durch die Tiere unter 21 g gestört. Bei diesen letzteren nimmt allerdings auch das Herzverhältnis mit zunehmender Größe ab. Größer sind die Unregelmäßigkeiten in der Reihe der Männchen; hier wechseln höhere und niedrigere Verhältniswerte für das Herz miteinander ab, ohne daß sich eine Erklärung dafür finden ließe. Im einzelnen gibt es wohl noch Regelmäßigkeiten; so lassen sich die zehn Stücke mit einem Körpergewicht über 25,1 g wiederum anordnen:

25,1—26 g	D (5)	9,27‰
26,1—27	D (3)	9,22
27,1—28	D (2)	8,61.

Ich kann für die Abweichungen in der Weibchenreihe nur eine Erklärung vermuten: daß die Tiere ungleicher Herkunft sind und dadurch eine Verschiedenheit ihres Herzgewichts bewirkt wird. *Zonotrichia leucop hrys* brütet in der *var. nutalli*, die Verf. untersuchte, in Californien; es überwintert dort aber auch die nördlichere *Z. l. leucophrys*, so daß vielleicht Stücke von dieser in die Reihe hineingekommen sind. Die südliche Form scheint, nach Ridgway's Angabe der Flügellänge, kleiner zu sein. Die Unregelmäßigkeit in der Reihe der Weibchen würde sich erklären lassen, wenn die nördlicheren Stücke mit relativ größerem Herzen (vgl. unten) nicht unter 21 g schwer sind. Für die bunte Unordnung in der Männchenreihe versagt auch diese Erklärung.

Im allgemeinen scheint die Abnahme des Herzverhältnisses mit zunehmendem Körpergewicht bei Vögeln weniger deutlich und regelmäßig zu sein als bei Säugern; dort finden wir keine so einwandfreien Reihen, und Störungen sind häufiger. Auch die Fälle, wo die Anordnung gerade umgekehrt ist (Merganser, Tinnunculus), stammen aus der Reihe der Vögel.

Jedenfalls aber können wir es als eine sehr verbreitete Regel bezeichnen, daß innerhalb einer Art in aufsteigenden Reihen des Körpergewichts bei erwachsenen Tieren das Herzverhältnis abnimmt. Ich nenne das kurz die Reihenregel.

Allerdings gilt die Reihenregel nur für ganz oder nahezu erwachsene Stücke. Beim Einzeltier haben wir innerhalb des Lebens keine so einfach abfallende Kurve des Herzverhältnisses. Beim jungen, neugeborenen oder eben aus dem Ei geschlüpften Tier ist das relative Herzgewicht allerdings maximal. Danach aber nimmt das Verhältnis ab bis zu einem Mindestwert, um dann zu einem zweiten, geringeren Höchstwert anzusteigen und bei weiterem Wachstum mit zunehmendem Körpergewicht wieder langsam zu sinken, wie das oben gezeigt wurde. Mir fiel das besonders auf bei einer Untersuchungsreihe am Hauskaninchen. Vier Junge des gleichen Wurfes wurden in verschiedenem Alter getötet; es ergab sich für Körpergewicht und Herzverhältnis:

Neugeboren	58,6 g	5,85‰
14 Tage alt	236,5	3,91
4 Wochen alt	565,0	3,77
8 Wochen alt	993,5	2,05

Für erwachsene Kaninchen ♂ gibt Joseph D (38) 2,67‰ Herzverhältnis an, was mit meinem Befunde D (7) 2,77‰ gut übereinstimmt. Denselben Gang zeigt das Wachstum des Herzens auch beim Hund. Welcker gibt für den Dachshund folgende Werte:

$2^1/_4$ Tage alt	289,02 g	8,40‰		76 Tage alt	3178,72 g	7,23‰
3 „ „	300,00	8,34		108 „ „	4598,40	7,08
72 „ „	2867,81	8,28		113 „ „	4788,55	7,16

Erwachsen hat der Dachshund bei 6550 g Körpergewicht 8,17‰ Herzverhältnis. Also auch hier beim Neugeborenen ein Maximum, dann relative Abnahme bis zum Mindestwert und wiederum Zunahme bis zur Reife, um dann bei weiterer Größenzunahme sich

wieder zu vermindern. Ähnliches lassen die wenigen Angaben Welcker's für das Hühnchen vermuten: frisch geschlüpft 29,65 g 9,1‰, junges Kücken 415,57 g 6,8‰, erwachsen D(3) 1392,2 g 6,11‰. Dasselbe gilt auch für den Menschen. Nach Vierordt's Angaben ist der Gang des Herzverhältnisses folgender:

Neugeboren	7,6‰	7.— 9. Monat	4,0‰	$1^1/_2$ Jahr	4,9‰
1. Monat	5,1	10.—11. „	4,1	2 „	5,1
2. u. 3. Monat	4,8	1 Jahr	4,8	3 „	5,5
4.—6. Monat	3,8	$1^1/_4$ „	5,0	4 „	5,6

und so mit geringen Schwankungen weiter, worauf sich dann die Zahlen Gocke's (oben S. 330) anschließen lassen.

Es ist erklärlich, daß der neugeborene Amniot ein großes Herz mitbringt. Im Embryonalzustand hat er ja das Blut durch die Kapillaren der Embryonalanhänge (Dottersack, Allantois) zu treiben; auf diesem weiten Wege sind natürlich große Widerstände vorhanden, die größer sind als die Widerstände im Lungenkreislauf nach Abstoßung jener Anhänge. So kann die funktionelle Anpassung zunächst keine Steigerung des Herzgewichts bewirken; dieses bleibt verhältnismäßig gegen das Körpergewicht zurück. Mit dem Beginn lebhafterer Bewegungen und größeren Kraftaufwandes wächst später das Herz wieder schneller, bis beim reifen Tiere ein gewisses Maximum erreicht wird, von dem an das Herzverhältnis wieder abnimmt.

So finden zahlreiche Zahlen in den von mir gefundenen Reihen ihre Erklärung, die der Reihenregel zu widersprechen scheinen. Junge Tiere, die die geschlechtliche Reife noch nicht erreicht haben, zeigen ganz allgemein ein niedrigeres Herzverhältnis als die Erwachsenen. So bleiben vier eben flügge Junge von *Accipiter nisus* mit D(4) 230,9 g 1,412 g 6,11‰ hinter den Erwachsenen mit D(28) 186,6 g 1,79 g 9,63‰ sehr zurück. Der junge *Cypselus* (24,5 g 11,18‰) steht unter den Erwachsenen (D(7) 38,75 g 13,23‰); ebenso der junge *Corvus corone* ♀ (336,0 g 6,83‰) hinter den reifen (D(9) 474,5 g 9,57‰), der junge Sperling (*Passer domesticus*?) mit 23,09 11,04‰ hinter den älteren mit 13,53‰. Ähnliches gilt für Säuger. Ein junges Eichhorn (126,6 g 0,705 g 5,5‰, Berlin, 3. Mai 1913, nicht in obigen Listen aufgeführt) steht weit hinter dem Durchschnitt der erwachsenen Tiere (von Berlin) zurück (360,9 g 2,372 g 6,57‰). Der Fuchsrüde No. 1 erwies sich durch Beschaffenheit der Schädelnähte und des Gebisses als jung; er war Mitte

November geschossen, mochte also $7^1/_2$—8 Monate alt sein; daher sein Abstand von den übrigen: 4627 g 7,9‰ gegen D (7) 6256 g 9,65‰. Ebenso stehen die beiden jungen Mauswiesel (*Put. nivalis* No. 1 u. 4) gegen die zwei Alten im Herzverhältnis zurück. Vielleicht ist auch das niedrigere Herzverhältnis bei den leichtesten *Zonotrichia leucophrys*-♀ so zu erklären, daß hier junge, noch nicht einjährige Tiere vorliegen.

Das Gegenteil kann eintreten, wenn die jungen Tiere noch auf früheren Stufen des Wachstums stehen. So verzeichnet Welcker einen jungen Igel (248,7 g 6,5‰), dessen Herzverhältnis erheblich höher ist als das der Erwachsenen (D (5) 886,7 g 3,79‰).

Robinson hat auch schon festgestellt, daß das Herzverhältnis kleiner ist bei fettem als bei magerem Körper. Diese Beobachtung ist häufig wiederholt, vor allem am Menschen. Auch J. Bergmann und Parrot weisen für Säuger bzw. Vögel ausdrücklich auf solchen Einfluß reichlichen Fettansatzes hin. Ich führe dafür aus meinen Listen an: *Buteo buteo*-♀ No. 21, *Carine noctua* No. 4. Aus M. Müller's Zahlen berechne ich für magere ostpreußische Stuten von einem Körpergewicht von 501—600 kg ein durchschnittliches Herzverhältnis von D (11) 6,94‰, für fette von gleichem Gewicht ein solches von D (9) 5,82‰. Allerdings ist für belgische Stuten aus Müller's Angaben kein Unterschied zu ersehen: magere von 701—800 kg haben 5,47‰, fette 5,52‰; also die mageren sogar ein noch etwas kleineres Herz, aber der Unterschied liegt innerhalb der Fehlergrenzen.

Eine wichtige Frage ist die, ob der Unterschied des Geschlechts einen deutlichen und gleichmäßigen Einfluß auf das Herzverhältnis hat. Wir sehen solche Unterschiede durchaus nicht überall; wo sie auftreten, müssen sie mit der nötigen Kritik betrachtet werden. Denn wenn die Unterschiede im Herzverhältnis bei den Geschlechtern mit beträchtlichen Unterschieden im Körpergewicht zusammenfallen, so ist es möglich, daß sie lediglich durch die Reihenregel bedingt sind, also keine Geschlechtsunterschiede darstellen. Überall aber ist natürlich nötig, daß eine genügend große Anzahl Stücke untersucht worden ist. Daher kann ich auf Grund meines eigenen und des in der Literatur vorliegenden Materials doch nur für verhältnismäßig wenige Formen Angaben über diese Unterschiede machen.

Zunächst gibt es eine Anzahl Arten, bei denen Körpergewicht und Herzverhältnis bei beiden Geschlechtern kaum verschieden sind.

Ich nenne den Eichelhäher: ♂ D(11) 170,4 g 9,58‰, ♀ D(10) 165,4 g 9,52‰, oder den kalifornischen Sperling *Zonotrichia leucophrys* (nach DAL PIAZ berechnet): ♂ D(159) 22,74 g 9,15‰, ♀ D(125) 23,07 g 9,20‰. Bei anderen sind geringe Verschiedenheiten vorhanden, die sich ohne weiteres durch die Reihenregel erklären. Es sind teils solche, bei denen das Männchen größer ist als das Weibchen und demgemäß das kleinere Herzverhältnis hat (A), teils solche mit umgekehrtem Verhalten (B).

A. *Syrnium aluco*	♂	D(3)	461,1 g	4,89‰
	♀	D(9)	438,1	5,20
Pica pica	♂	D(5)	231,5 g	10,61‰
	♀	D(10)	195,7	10,78
Cricetus cricetus	♂	D(10)	284,1 g	4,22‰
		D(8)	251,4	4,53
Mus norwegicus	♂	D(16)	226,4 g	4,03‰
	♀	D(4)	194,6	4,51
Mus sylvaticus	♂	D(28)	18,12 g	7,04‰
		D(27)	16,59	7,17
Hauspferd [1]	♂		501 kg	7,48‰
	♀		400	7,62

Auch das Hausrind gehört hierher. Nach J. SCHNEIDER berechnet sich:

♂	D(36)	639 kg	2,72 kg	4,27‰
♀	D(20)	483	2,36	4,89

wenn man aber Stiere und Kühe von gleichem Körpergewicht heraussucht, so erhält man:

♂	zwischen 528 u. 456 kg	D(7)	490 kg	4,86‰
♀	„ 515 u. 456	D(12)	492	4,97.

B. Zweifellos erklären sich durch die Reihenregel:

Asio otus	♂	D(8)	265,1 g	8,15‰
	♀	D(5)	321,0	7,73
Strix flammea	♂	D(5)	252,3 g	8,33‰
	♀	D(5)	366,2	7,62

1) Nach G: COLIN, Traité de physiol. comp. des animaux, 2. éd., Paris 1873, zitiert nach PUCCI, in: Jahrb. wiss. prakt. Tierzucht, Vol. 7, 1912.

Auch der Unterschied bei

Myotis myotis	♂	D (8)	15,19 g	10,80‰
	♀	D (7)	26,76	10,24

nach Strohl's und meinen Wägungen berechnet, dürfte so zu erklären sein. Bei den Schafen berechne ich nach Seeburger für

Bocklämmer	(34—52 kg)	D (35)	42,6 kg	4,52‰
Mutterlämmer	(35—56)	D (10)	48,5	4,12

und bei Vergleichung gleichschwerer Tiere

Bocklämmer	(42—52 kg)	D (15)	47,90 kg	4,25‰
Mutterlämmer	(45—51)	D (4)	48,25	4,05

also ein sehr geringer Unterschied, der sich allerdings beim Wachstum bis zur Geschlechtsreife noch vergrößern könnte.

Der merkliche Unterschied im Herzverhältnis bei den Geschlechtern von

Buteo buteo	♂	D (19)	786,1 g	7,73‰
	♀	D (24)	1020,1	7,09

wird sehr verringert, wenn man die größten Männchen mit den kleinsten Weibchen vergleicht:

♂	(806—1042 g)	D (9)	878,7 g	6,96‰
♀	(809—1046)	D (11)	944,1	7,23

so daß sogar ein Übergewicht auf Seiten der Weibchen zu sein scheint. Doch sollte zum sicheren Entscheid das Zahlenmaterial noch größer sein.

Bei wenigen Arten ist der Unterschied im Herzverhältnis so groß, daß trotz der Reihenregel ein Geschlechtsunterschied anzunehmen ist. Vor allem gilt dies vom Eichhorn:

Stücke von Szittkehmen	♂	D (8)	284,17 g	6,69‰
	♀	D (7)	304,04	5,74
Stücke vom Oberharz	♂	D (9)	302,20 g	7,03‰
	♀	D (6)	346,40	5,87
Stücke von Tübingen	♂	D (6)	349,8 g	6,11‰
	♀	D (3)	365,0	5,91

Dagegen liegt ein Geschlechtsunterschied im Herzverhältnis wohl sicher vor, wenn das eine Geschlecht zugleich mit dem größeren Körpergewicht das größere relative Herzgewicht hat, wenn also das Gewichtsverhältnis der Reihenregel geradezu widerspricht.

So ist es in einer ganzen Anzahl von Fällen, und zwar hat teils das Männchen (C), teils das Weibchen (D) das höhere Herzverhältnis.

C.	*Ardea cinerea*	♂	D (9)	1446,1 g	11,34‰
		♀	D (7)	1475,3	10,29
	Anas boschas	♂	D (5)	964,8 g	10,25‰ [1]
			D (4)	852,1	9,29
	Passer domesticus	♂	D (8)	33,44 g	15,52‰
			D (5)	31,92	14,84
	Podicipes cristatus	♂	D (5)	985,1 g	9,95‰
		♀	D (5)	955,8	9,61
	Fringilla coelebs	♂	D (11)	22,35 g	14,32‰
		♀	D (6)	21,52	12,81

Hierher gehören auch Habicht und Sperber, bei denen aber erst der Vergleich der größten Männchen mit den kleinsten Weibchen ein deutliches Ergebnis liefert:

Astur palumbarius	♂	D (8)	823,0 g	10,14‰
	♀	D (12)	1138,8	9,19
♂ 886—1228		D (3)	1055 g	10,05‰
♀ 971—1222		D (11)	1122	9,27
Accipiter nisus	♂	D (17)	150,0 g	9,98‰
	♀	D (11)	242,0	9,26
♂ No. 16 u. 17		D (2)	214,0 g	10,64‰
♀ No. 18—21		D (4)	213,1	9,91

Auch von Säugern sind hier einige mit ziemlicher Sicherheit zu nennen:

Talpa europaea	♂	D (28)	68,2 g	5,82‰
	♀	D (17)	63,8	5,64
Meerschweinchen	♂	D (14)	384,0 g	4,22‰ [2]
	♀	D (33)	257,0	3,91
Vulpes vulpes	♂	D (7)	6298,0 g	9,65‰ [3]
	♀	D (5)	6341,0	9,10
Putorius ermineus	♂	D (15)	232,09 g	9,39‰
		D (5)	160,97	9,18
Putorius putorius	♂	D (9)	1121 g	7,26‰ [4]
	♀	D (4)	720	6,60

1) Nach TIMMANN.
2) Nach R. JOSEPH.
3) No. 1 meiner Liste weggelassen als junges Tier (vgl. S. 322).
4) Nach BETHCKE.

Über den Menschen gehen die Angaben auseinander. Auf Grund von Vierordt's Zahlenwerten berechnete ich für Menschen zwischen

18 u. 25 Jahren	♂	57,4 kg	292,1 g	5,09‰
	♀	51,4	251,7	4,91

das wäre ein Überwiegen des männlichen Herzverhältnisses entgegen der Reihenregel. Andere Angaben sind abweichend; nach Bergmann bewertet Reid das Herzverhältnis beim Mann auf 5,89‰, beim Weib auf 5,68‰, was, bei dem geringeren Körpergewicht der Weiber auch der Reihenregel entgegensteht und ein Übergewicht für das männliche Herz bedeutet. Dagegen geben Clendinning, Blosfeld und Dieberg nach Bergmann, ebenso wie dieser selbst das Herzverhältnis für das Weib etwas höher an, als für den Mann; es würde das in Anbetracht der Reihenregel das Fehlen eines Geschlechtsunterschieds in der Herzgröße bedeuten.

D. Selten finden wir eine durch Widerspruch zur Reihenregel gesicherte, zweifellose Überlegenheit des Herzverhältnisses auf der weiblichen Seite. Das gilt vor allem für

Falco peregrinus	♂	D(3)	573,3 g	14,33‰
	♀	D(2)	1104,3	16,54

weniger deutlich bei

Cypselus apus	♂	D(4)	38,42 g	12,65‰
	♀	D(7)	38,75	13,23
und *Crocidura russulus*	♂	D(9)	8,74 g	9,48‰
	♀	D(6)	10,07	9,72

Beim Haushund finde ich nach Joseph's Zahlen zwar als Gesamtdurchschnitt

	♂	D(58)	8029 g	7,43‰
	♀	D(60)	6038	7,61

aber bei Vergleichung der Tiere von

5000—9000 g	♂	D(35)	7,25‰
	♀	D(37)	7,99

also ein größeres Herzverhältnis auf weiblicher Seite.

Robinson macht schließlich auch die Angabe, daß das Verhältnisgewicht des Herzens bei zahmen Tieren kleiner sei als bei wilden. Man darf das freilich nicht so auffassen, daß man es begründet mit dem Herzgewicht von Gemse und Reh im Vergleich zu dem von Rind und Schwein, wie das Külbs (1909) tut. Es kann sich nur um die

Vergleichung der Haustiere mit der wildlebenden Stammart handeln, also um Vergleichung innerhalb der gleichen Art. Die Zahl der Haustiere, bei denen sich der Vergleich mit den Wildtieren leicht vornehmen läßt, ist beschränkt. Von Vögeln ist bisher nur die Hausente im Vergleich zu *Anas boscas* untersucht; die Wildformen von Gans, Taube und Huhn sind nicht so leicht in genügender Zahl zu beschaffen. Bei den Säugern müssen wir von unseren großen Haustieren absehen, deren Stammformen teils ausgestorben sind, teils fern von der Kultur leben. Doch ist für Kaninchen, Schwein, Frettchen, in beschränktem Maße auch für den Hund die Vergleichung durchführbar. Sie wäre auch möglich für weiße Ratte und weiße Maus; doch mußte ich bei der augenblicklichen Schwierigkeit, diese Tiere in genügend ausgewachsenen Stücken zu erhalten, davon abstehen, die entsprechenden Werte zu ermitteln.

Da ergibt sich, außer beim Schwein, überall eine Bestätigung des Satzes von Robinson, wenn auch in verschiedenem Umfange. Groß ist der Unterschied bei der Ente. Nach Timmann (1919) berechne ich:

Anas boscas	fera	D(9)	915,8 g	9,85‰
„	„ domest.	D(13)	1675,0	6,92

Zwar liegt der Unterschied der Herzverhältnisse in der Richtung der Reihenregel und wird dadurch in seiner Bedeutung gemindert; immerhin ist er so groß, daß man einen beträchtlichen Teil davon auf die Besonderheiten der Haustierhaltung setzen darf.

Weniger auffällig, ja entsprechend der Reihenregel fast verschwindend, weil das geringere Herzverhältnis des Haustiers mit höherem Körpergewicht zusammenfällt, ist der Unterschied beim Kaninchen. Ich setze mit meinem Werte für das Wildkaninchen die Zahlen von Joseph und von Grober in Vergleich, die ihrerseits wieder im Sinne der Reihenregel verschieden sind:

Cuniculus cuniculus	ferus	D(7)	1634 g	2,93‰	
„	„ dom.	D(104)	1664	2,69	(Joseph)
„	„ „	D(31)	1914	2,39	(Grober)

Die Mittelzahl Joseph's für das Körpergewicht des Hauskaninchens steht der entsprechenden für das Wildkaninchen so nahe, daß mit Sicherheit ein etwas geringeres Herzverhältnis auf seiten des Hauskaninchens angenommen werden darf.

Einwandfreie Ergebnisse liefert die Vergleichung des Frettchens mit dem Iltis. Aus Bethcke's Untersuchungen berechne ich:

Putorius putorius	D(13)	997,6 g	7,14‰
Frettchen	D(14)	663,0	6,46

Der Unterschied liegt entgegen der Reihenregel, d. h. beim Iltis müßte man entsprechend seiner bedeutenden Körpergröße bei gleichen Bedingungen ein kleineres Herzverhältnis erwarten als beim Frett. Daher ist die Verschiedenheit wohl auf Rechnung der Domestikation zu setzen.

Beim Haushund können wir Vergleiche mit Wolf und Schakal durchführen, die beide als Wildformen für ihn in Anspruch genommen werden. Wenn ich die Gewichtszahlen für drei Wölfe (aus Finnland), die Klatt (1919) gibt, mit dem von mir genommenen Wert eines ungarischen Wolfes kombiniere und damit die größten Haushunde Joseph's vergleiche, so ergibt sich:

Canis lupus	D(4)	31250 g	8,59‰
Haushund	D(2)	13500	6,45

Nach der Reihenregel muß das Herzverhältnis des Wolfs kleiner sein als das des kleineren Hundes; der an sich schon große Unterschied wird dadurch noch stark erhöht. Doch spielt hier neben der Domestikation wohl auch das Klima eine Rolle (vgl. unten). — Ganz eigenartige Ergebnisse liefert der Vergleich mit dem Schakal. Durch Klatt (1913) kennen wir Körper- und Herzgewicht einer Anzahl Grauschakale aus Eritrea, die wir mit gleichschweren Hunden Joseph's vergleichen können:

Grauschakale	D(11)	7268 g	6,75‰
Haushunde 7—8000 g	D(22)	7500	7,05

Also hier hat das Haustier ein etwas höheres Herzverhältnis als die Wildform. Die wahrscheinliche Erklärung für dieses Verhalten wollen wir später erörtern.

Es bleibt uns noch die Vergleichung des Hausschweins mit dem Wildschwein. Vom Wildschwein habe ich die Gewichte selbst ermittelt; vom Hausschwein finde ich solche nur bei Bergmann, dessen Werte für das Herzgewicht nach meinen Erfahrungen (z. B. beim Reh) im allgemeinen etwas höher sind als die von mir ermittelten. Die Vergleichung gibt:

Sus scrofa ferus	D(9)	90666 g	4,02‰
„ „ domest.	D(8)	49700	4,52

Das Herzverhältnis des Hausschweines ist daher absolut größer als das des Wildschweins. Aber die Vergleichung ist nicht einwandfrei;

es ist zu bedenken, daß sich hier nach der Reihenregel der unbedeutende Unterschied von 0,5‰ bei einer Verschiedenheit im Körpergewicht von 9:5 mehr als ausgleichen würde.

Bisher haben wir nur Angehörige der gleichen Art in bezug auf ihr Herzgewicht verglichen. Der Vergleich verschiedener Arten untereinander verspricht aber wichtige Ergebnisse und ist deshalb schon oft angestellt worden. Aber eine solche Vergleichung bedarf eingehender Kritik; wenn sie ohne vorsichtige Erwägungen, etwa einfach nach der Größe des Herzverhältnisses angestellt wird, besagt sie entweder gar nichts, oder sie führt irre. Wenn wir z. B. Vögel und Säuger zusammenstellen, die ein Herzverhältnis von etwa 9‰ besitzen, so finden wir Tiere von allen Größenordnungen und der mannigfaltigsten Lebensweise nebeneinander. Neben dem Reh (♀ D(15) 21673 g 9,01‰) steht die Spitzmaus (♂ D(9) 8,74 g 9,48‰), neben dem Fuchs (♀ D(5) 6341 g 9,10‰) das Hermelin (♀ D(5) 161 g 9,18‰); Fledermaus (♀ D(3) 25,86 g 9,15‰), Schwan (7650 g 8,77‰) und Krähe (D(7) 534 g 8,80‰), Schneeeule (2288 g 9,10‰), Auerhahn (D(3) 4504 g 9,09‰) und Bläßhuhn (D(6) 605 g 9,29‰) stehen nebeneinander. Wir suchen vergeblich nach einer einleuchtenden einheitlichen Ursache für das einheitliche Herzgewicht.

So ist es eine unberechtigte Verallgemeinerung, wenn Robinson (nach W. Müller) sagt: „Das Verhältnis des Herzgewichts zum Körpergewicht ist größer bei kleineren als bei großen Vögeln, größer bei der Maus als beim Ochsen.“ Tiere verschiedener Art sind nicht schlechthin vergleichbar in bezug auf ihr Herzverhältnis. Das Herzgewicht ist eine so vielfach bedingte, komplexe Größe, daß durch Variation ganz verschiedener Einzelfaktoren ähnliche Gesamtwerte herauskommen können. Ich habe schon früher (1906, 1908) betont, daß die Vergleichung nur zwischen verwandten Arten, oder zwischen Formen von gleichem Körpergewicht stattfinden sollte, und dal Piaz (1912) spricht sich ähnlich aus. Parrot's Anordnung der untersuchten Vögel nach der Größe des Herzverhältnisses läßt daher gar keinerlei positive Folgerungen zu, und die Ergebnisse, die Bergmann, Grober u. a. durch den Vergleich von Tieren verschiedener Verwandtschaftsgruppen erhalten, sind wertlos.

Ein gründliches Eingehen auf die Frage nach der Vergleichbarkeit verschiedener Herzgrößen verdanken wir Pütter (1918), der in seiner scharfsinnigen, sehr anregenden Untersuchung über „ähnliche Herzgrößen“ die Ursachen der Herzgröße genau analysiert. Er

kommt zu dem Ergebnis, daß die Größe des Herzgewichts nicht durch einen einzigen, sondern durch eine Anzahl von Einflüssen bedingt wird; sie ist eine Funktion von Blutdruck, Schlagvolumen, Pulszahl und Sauerstoffverbrauch, wobei noch die absolute Kraft des Herzmuskels bei verschiedenen Tieren verschieden sein kann. Die Arbeit des Herzens wird außer zur Durchblutung des Körpers zur Überwindung von mancherlei Widerständen gebraucht, und „nur wenn die Widerstände gleich sind, bedeutet die größere Leistung des Herzmuskels auch eine größere Leistung für den ganzen Körper" (p. 411).

Das beste wäre ja, wenn wir für die zu vergleichenden Tiere diese Faktoren alle oder zum Teil kennen würden durch entsprechende Messungen. Da dies nicht der Fall ist und voraussichtlich nicht so bald der Fall sein wird, ist dann wirklich die Vergleichung verschiedener Herzgrößen so aussichtslos, wie Pütter an einzelnen Stellen ausspricht? Sicher sind die Widerstände bei verschiedenen Tierarten wechselnd. Es mag ja sehr wohl der Fall sein, daß die Beschaffenheit der Kiemenkapillaren bei *Petromyzon* einen größeren Widerstand bietet als bei den Selachiern und hier wieder einen größeren als bei den Knochenfischen, und daß sich dadurch die verschiedene Herzgröße dieser Fische erklärt. Aber das sind Angehörige verschiedener Ordnungen; je näher die Verwandtschaft der Formen, um so gleichartiger der Bau, um so gleichartiger auch diese Widerstände. Daß die absolute Kraft des Herzmuskels bei einander näher stehenden Tieren, innerhalb derselben Ordnung, ja vielleicht sogar Klasse, verschieden sei, kommt praktisch kaum in Frage. Schlagvolumen und Pulszahl unterliegen der funktionellen Anpassung und ihre Änderung wird bedingt durch das Sauerstoffbedürfnis. Dieses steht in engster Abhängigkeit von äußeren Bedingungen; als Maß der Intensität des Stoffwechsels bildet es den Angelpunkt, wo die Verschiedenheiten der Lebensführung auf das Tier einwirken. Bei verwandten Tieren werden die anatomischen Grundlagen im wesentlichen ähnlich sein. Die Herzgröße wird dann in der Hauptsache bedingt durch die Intensität des Stoffwechsels.

Wenn wir also verwandte Formen miteinander vergleichen, so werden die Schwierigkeiten, die Pütter für die Vergleichbarkeit der Herzgrößen aufweist, auf ein Minimum beschränkt sein, und wir brauchen nicht zu resignieren. Das gibt auch Pütter bereitwillig zu, ja an manchen Stellen in weitgehendem Maße. „Handelt es sich um die Vergleichung von Tieren, die verhältnismäßig

nahe verwandt sind, z. B. um Vergleichung von Säugetieren untereinander (von mir gesperrt!), so werden wir die Annahme physiologischer Ähnlichkeit der einzelnen Eigenschaften, von denen das Herzgewicht abhängt, als wahrscheinlich ansehen" (p. 401). Er kommt auch bei seinen Berechnungen, die unter der Voraussetzung solcher physiologischer Ähnlichkeit gemacht sind, für Kaninchen, Hund, Mensch, Pferd zu Ergebnissen, die mit den beobachteten Werten sehr gut übereinstimmen (p. 399) und muß also doch die Vergleichbarkeit dieser vier Tiere zugeben, die zu ebenso vielen verschiedenen Ordnungen der Säuger gehören.

Andrerseits überschätzt Pütter wieder, unter dem Einfluß seiner theoretischen Erörterungen, die Verschiedenheiten der Organisation bei einander nahe stehenden Formen und wird darin bestärkt durch die „Zusammenstellung der Herzgewichte einiger kleiner Vögel", die ihm zu zeigen scheinen, „wie groß die Unterschiede der Herzgewichte in einer kleinen Gruppe von fast gleich schweren Tieren sein können, von denen kein Vertreter durch auffallend hohe oder auffallend geringe Leistungen ausgezeichnet ist. In der Gruppe . . . finden wir Herzgewichte von 7,2‰ bis 38,2‰". Pütter ist hier durch die Werte Löer's irregeführt, deren Unzuverlässigkeit ich oben (S. 277, Anm.) gekennzeichnet habe. Wenn ich in seine Liste so viel als möglich die von mir gefundenen Zahlen einsetze, wobei ich die Tiere zugleich nach steigendem Körpergewicht ordne, bekommt sie ein ganz anderes Gesicht:

Blaumeise	D (6)	11,5 g	0,157 g	13,7‰
Kohlmeise	D (5)	17,7	0,236	13,3
Rotschwanz	D (1)	15,7	0,220	14,0
Rotkehlchen	D (1)	18,5	0,197	10,7
Hänfling	D (1)	18,6	0,305	16,4
Buchfink ♂	D (11)	22,3	0,320	14,3
Grünling	D (2)	23,1	0,373	16,2
Haussperling ♂	D (10)	27,5	0,358	13,0

Während in Pütter's Tabelle das Körpergewicht zwischen 16 und 26 schwankt, hat es hier den viel weiteren Spielraum von 11,5—27,5; das Herzverhältnis jedoch schwankt bei Pütter zwischen 7,2 und 38,2 (ein in der Tierreihe unerhörter Wert!), in der verbesserten Liste zwischen 10,7 und 16,4 — wobei 10,7 vielleicht zu niedrig (einem jungen Tiere angehörig?) ist. Nehmen wir nur die auf zahlreichere Wägungen begründeten Mittelwerte, so beschränkt sich die Schwankung

auf die Weite 13,0—14,3. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppen, wie ich sie durch Klammern zusammengefaßt habe, ist die Ähnlichkeit noch größer.

Jedenfalls aber gilt Pütter's Darlegung, daß die Vergleichung der Tiere nach den Herzgewichten nicht ohne Einschränkung vorgenommen werden darf, daß z. B. einzelne Amphibienherzen mit einzelnen Säugerherzen nicht schlechthin vergleichbar sind. Für unsere Untersuchungen kommt das aber auch in keiner Weise in Betracht, sondern in der Hauptsache kommt es auf den Vergleich von Tieren der gleichen Gattung oder höchstens Familie, vielfach von solchen der gleichen Art an. Deren Vergleichbarkeit wird von Pütter ausdrücklich zugestanden: „Bei Tieren derselben Art, Unterart, Rasse, Linie gilt die Voraussetzung der physiologischen Ähnlichkeit im höchsten Maße, und darum können wir eine Gewichtszunahme des Herzens stets als Indikator dafür nehmen, daß auf das Herz besondere Einflüsse gewirkt haben." Aber Pütter fährt fort: „Bei Tieren verschiedener Arten braucht die Voraussetzung der Gleichheit der vier genannten Größen bei gleicher Muskelleistung keineswegs zuzutreffen" (p. 409). Die Wahrscheinlichkeit, daß sie zutrifft, ist aber um so größer, je näher sich die Arten stehen. Man wird nicht das Schnabeltier mit dem Elefanten vergleichen wollen, wohl aber z. B. die Eulen verschiedener Gattungen, oder marderartige Raubtiere untereinander.

Die Technik der Vergleichung und die Sicherheit der Ergebnisse würde weit einfacher sein, wenn wir den Einfluß der Körpergröße rechnerisch ausscheiden können und anstatt mit zwei Zahlen für Körpergewicht und Herzgröße, nur mit einer einheitlichen Zahl arbeiten könnten, die einen genauen Vergleich der Herzgröße unabhängig von der Körpergröße gestattete. Klatt (1919) hat den dankenswerten Versuch gemacht, diesen Vorteil zu erreichen; er stellt folgende Überlegung an: Das Herzgewicht wird außer durch die Körpergröße durch eine Reihe anderer Faktoren, wie Lebensweise, systematische Stellung, Alter, Geschlecht bedingt. Er drückt diese Abhängigkeit aus durch die Gleichung $H = p \cdot K^x$, wo H das Herzgewicht, K das Körpergewicht, x der sogenannte somatische Exponent (Einfluß der Körpergröße) und p die Summe der übrigen Faktoren ist. Bei Tieren gleicher Art und gleichen Geschlechts ist p gleich; wenn sie von verschiedener Größe sind, besteht also die Beziehung $H_1 : K_1^x = H_2 : K_2^x$, woraus sich später ergibt: $x = \frac{\log H_1 - \log H_2}{\log K_1 - \log K_2}$; hat man x, so läßt sich p berechnen. Der somatische Exponent x gibt also das „Tempo" an, in dem mit sinkender Körpergröße das Herzgewicht sich verändern muß, sofern nicht andere Einflüsse hereinspielen. Er muß im allgemeinen gleich sein, und Klatt berechnet ihn unter Zugrundelegung zahlreicher Werte

von H und K bei Mensch und Haushund auf 0,83. Ich habe die Berechnung von x an einer Anzahl von Formen auf Grund meiner eigenen und fremder Wägungswerte durchgeführt und sehr wechselnde Ergebnisse erhalten. Ich finde bei Vergleichung von

Buteo buteo-♂	3 schwerste	: 3 leichteste	$x = 0{,}307$
Merganser merganser-♀	2 „	: 2 „	$x = 1{,}123$
Zonotrichia leucophrys-♂	D (4) < 20 g	: D (30) 24—25 g	$x = 0{,}718$
Zonotrichia leucophrys-♀	D (4) < 20 g	: D (11) 25 g	$x = 0.876$
Talpa europaea-♂	4 schwerste	: 4 leichteste	$x = 0{,}736$
Mus sylvaticus-♂	4 „	: 4 „	$x = 0{,}719$
Mus norwegicus-♂	3 „	: 3 „	$x = 0{,}925$
Magere ostpreußische Stuten	4 „	: 4 „	$x = 0{,}249$
Magere belgische Stuten	4 „	: 4 „	$x = 1{,}047$
Stiere D (6) > 800 kg		: D (5) < 500 kg	$x = 0{,}539$
Ochsen	4 „	: 4 leichteste	$x = 0{,}618$
Kühe	4 „	: 4 „	$x = 0{,}457$
Frankenmutterschafe	4 „	: 4 „	$x = 0{,}578$

Diese Zahlen in ihrer Verschiedenheit machen mir wahrscheinlich, daß die Art der Abhängigkeit der Herzgröße von der Körpergröße mit K^x nicht richtig getroffen ist, daß sie durch eine andere Funktion von K ausgedrückt wird, wir also auf diese Weise einen einheitlichen Herzexponenten nicht berechnen können. Ich muß daher für die folgenden Untersuchungen auf die Berechnung des Faktors p verzichten.

Wenn man die Tiere einer Verwandtschaftsreihe nach steigendem Körpergewicht ordnet, zeigen die Herzgewichte häufig eine ebensolche Regelmäßigkeit, wie sie nach der Reihenregel innerhalb der Art stattfindet: die kleineren Arten haben das größere Herzgewicht. Schon Welcker hat das aus seinen Wägungsergebnissen gefolgert, nicht nur für das Herz, sondern auch für andere Organe, wie Bauchspeicheldrüse, Leber, Niere, Zunge, Darmkanal: mit steigender Körpergröße erfahren sie eine zunehmende relative Verkleinerung. dal Piaz bezeichnet diesen Satz als Welcker'sches Gesetz. Ich schlage vor, von der Bezeichnung „Gesetz" Abstand zu nehmen, wegen der so zahlreichen und offensichtlichen Ausnahmen und von der Welcker'schen Regel zu sprechen. Die Reihenregel wäre nur ein besonderer Fall davon. Naher verwandtschaftlicher Zusammenhang der verglichenen Tiere in der gleichen Gattung oder Familie ist dabei vorauszusetzen.

Wie aber die Angehörigen einer Gattung oder eines weiteren Verwandtschaftskreises nach Bau und Lebensweise viel mehr voneinander abweichen als die Angehörigen einer Art, so finden wir bei weitem weniger die Regelmäßigkeit in den Größenverhältnissen wie bei der Reihenregel, sondern es sind häufige Ausnahmen vor-

handen. Ich stelle eine Anzahl von Fällen zusammen, wo innerhalb der Gattung oder Familie die besprochene Regelmäßigkeit zutrifft.

Podicipes fluviatilis	D (4)	181,1 g	12,52‰
Podicipes cristatus	D (10)	970,5	9,78
Columba oenas		247 g	13,80‰ [1]
Columba palumbus		507	10,63
Putorius nivalis	D (4)	54,4 g	9,78‰
Putorius ermineus	D (10)	196,5	9,31
Putorius putorius	D (13)	1123,4	6,88 [2]
Mus minutus	D (1)	5,20 g	12,88‰
Mus sylvaticus	D (55)	17,37	7,11
Mus norwegicus	D (20)	220,00	4,11

In anderen Fällen ergeben sich einzelne Abweichungen innerhalb der Gattung, während der Rest sich regelmäßig in dem besprochenen Sinne anordnet:

Tringa alpina	D (6)	42,56 g	18,47‰ [1]
Tringa subarquata	D (8)	48,35	17,80
Tringa canutus	D (3)	103,90	15,66
aber *Tringa minuta*	D (4)	21,12	17,90‰

fällt aus der Reihe. Ähnlich bei den *Falco*-Arten

Falco aesalon	D (2)	193,0 g	16,50‰
Falco peregrinus	D (5)	785,7	15,57
aber *Falco subbuteo*	D (2)	220,3	11,03

hat ein viel kleineres Herzgewicht, als nach der Welcker'schen Regel zu erwarten wäre.

Auch innerhalb der Familien begegnet nicht selten eine derartige Regelmäßigkeit des Herzgewichts. Hier einige Beispiele von Enten, Eulen und Fledermäusen:

Nettion crecca	D (4)	260,5 g	11,33‰ [3]
Mareca penelope	D (4)	676,1	11,02
Anas boscas	D (9)	915,8	9,85 [3]
Carine noctua	D (7)	184,5 g	8,32‰
Strix flammea	D (11)	281,1	7,91

1) Ganze Reihe nach Parrot.
2) Nach Bethcke's und eigenen Werten.
3) Nach Timmann (vgl. aber dazu unten S. 357).

Asio otus	D (14)	290,0	8,00
Syrnium aluco	D (13)	447,7	5,06
Bubo bubo	D (1)	1875,0	4,70
Vespertilio pipistrellus	D (11)	3,73 g	14,36‰
Plecotus auritus	D (2)	6,38	12,85
Myotis myotis	D (15)	20,59	10,45

In der Reihe der Eulen fällt *Syrnium aluco* dadurch auf, daß es seinem Herzverhältnis nach dem Uhu viel näher kommt, als das nach dem Körpergewicht zu erwarten wäre, mit andern Worten, daß sein Herzgewicht verhältnismäßig niedrig ist. Dazu stimmt die Schilderung, die BREHM (Tierleben, 1. Aufl., 1866, Vol. 3, p. 618) von ihm gibt: „Der Waldkauz ist einer der langsamsten und lichtscheuesten Vögel, die wir kennen. NAUMANN nennt ihn ein trotziges, schlafsüchtiges, trübsinniges und einfältiges Geschöpf. . . . Jede seiner Bewegungen ist plump und langsam. Der Flug ist zwar leicht, aber schwankend und keineswegs schnell."

Andrerseits fehlt es nicht an Beispielen, wo solche Regelmäßigkeit im Verhalten des Herzgewichts zum Körpergewicht fehlt. So zeigen die drei mir (freilich nur in ganz wenigen Stücken) vorliegenden Schnepfenarten keinen Unterschied im Herzverhältnis, trotz verschiedenen Körpergewichts:

Limnocryptes gallinula	D (1)	66,9 g	>11,14‰
Gallinago gallinago	D (2)	124,4	11,57
Scolopax rusticola	D (1)	284,4	11,40

ebenso die beiden Rohrdommeln:

Ardetta minuta	D (1)	156,4 g	8,31‰
Botaurus stellaris	D (3)	1140,7	8,62

Geringer, als man erwarten sollte, sind die Unterschiede bei den Sägern:

Mergus albellus	D (1)	566,0 g	13,40‰
Merganser serrator	D (2)	1137,4	11,22
Merganser merganser	D (12)	1398,9	11,88

Es handelt sich also hier um Regelmäßigkeiten, die viel weniger häufig auftreten als die Stufenleitern der Reihenregel. Für das Verständnis solcher Abweichungen ist es von Wichtigkeit, die Ursachen, von denen die Größenverhältnisse des Herzens bedingt werden, genauer ins Auge zu fassen.

Daß die Masse des Herzmuskels genau der Arbeit entspricht, die das Herz zu leisten genötigt war, kann unbedenklich als Grundlage für unsere weiteren Überlegungen angenommen werden. Die

Herzgröße wird ebenso durch funktionelle Anpassung geregelt, wie die Größe irgendeines anderen Muskels. Hundertfältige Erfahrungen der Ärzte am kranken Menschen, des Experimentators am Tierversuch, beweisen das einwandfrei. Viele Krankheiten, die den Widerstand in der Blutbahn steigern und damit die Ansprüche an das Herz vermehren, wie Aortenstenose, Lungenemphysem, Schrumpfniere führen zu einer Vergrößerung des Herzens; Tangl (1889) konnte durch experimentell erzeugte Insuffizienz der Aortenklappen Herzhypertrophie herbeiführen. Anhaltendes, übertriebenes Radfahren oder Skilaufen haben Herzhypertrophie zur Folge. Külbs (1906) ließ unausgewachsene Hunde vom gleichen Wurf und gleichen Geschlecht den einen bestimmte körperliche Arbeit ausführen, während der andere so untergebracht war, daß er nennenswerte Muskelarbeit nicht leisten konnte; er erhielt in der ersten Versuchsreihe für den Arbeitshund von 15200 g Körpergewicht 10‰, für den Kontrollhund von 15000 g 6‰ Herzverhältnis, in der zweiten Versuchsreihe für den Arbeitshund von 19200 g 8,9‰, für den Kontrollhund von 20400 g 5,5‰. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte auch Grober (1908).

Am allgemeinsten ist größere Muskelarbeit als Ursache bedeutender Herzgröße angenommen. Es lag das ja auch nahe nach den Erfahrungen über das Sportherz und nach Versuchen wie denen von Külbs und Grober. Die Muskeln üben bei ihrer Zusammenziehung einen Druck auf die Gefäße und bewirken dadurch eine Steigerung des Widerstandes für die Blutbewegung. Die Vermehrung der Ausscheidungsprodukte bildet einen Anreiz zu reichlicherer Durchblutung des Muskels. Das durch die vermehrte Verbrennung gesteigerte Sauerstoffbedürfnis wirkt auf eine Beschleunigung des Lungenkreislaufs und steigert damit die Pulszahl.

Wir haben daher bei Verschiedenheit in der Muskelarbeit bei verwandten Tieren zugleich eine entsprechende Verschiedenheit der Herzgröße; sie ist am leichtesten zu erkennen, wenn das Körpergewicht etwa gleich ist. So unterscheiden sich zwei unserer Falken, der Baumfalk und der Turmfalk, bei gleicher Körpergröße durch ihr Herzverhältnis: *Falco subbuteo* hat D(2) 220,3 g 11,03‰, *Tinnunculus tinnunculus* D(16) 208,9 g 9,71‰. Aber jener ist der schnellste unserer Falken; von dem Turmfalken und seiner Verwandtschaft dagegen sagt Naumann (5, p. 116): „Wenn sie gleich in ihrer Gestalt den wahren Edelfalken ähneln, so gleichen sie doch in ihrer Lebensart mehr den Weihen und Bussarden.“ Trotz bedeutenderer Körpergröße finden wir beim Hasen (D(9) 3917 g 8,92‰) ein viel höheres

Herzverhältnis als beim Wildkaninchen (D(7) 1634 g 2,93‰), wohl mindestens zum Teil im Zusammenhang mit den viel höheren Bewegungsleistungen des Hasen. Das hohe Herzgewicht des Rehes (D(15) 21673 g 9,01‰) dürfte auch zu seiner großen Schnelligkeit in Beziehung stehen; zum Vergleich würde hier allerdings nur das Hausschaf vorhanden sein, das bei allerdings bedeutenderer Größe (D(44) 49860 g 4,52‰) ein viel geringeres Herzverhältnis aufweist. Ganz einwandfrei zeigt sich der Einfluß der Muskelarbeit an der Vergleichung der Pferderassen: durchgehends ist das Herzgewicht bei den Laufpferden größer als bei den Schrittpferden (Max Müller). Belgische Stuten (D(23) 734 kg 5,58‰) haben ein viel niedrigeres Herzverhältnis als ost- und westpreußische Stuten (D(22) 522 kg 7,27‰, ein Unterschied, der größer ist, als daß er nur der Reihenregel zuzuschreiben wäre. Noch höher aber ist das Herzgewicht bei den leichten Militärpferden (D(9) 413 kg 10,08‰), an die besonders hohe Anforderungen gestellt werden. „Nach Schwarzenecker besitzt das englische Vollblutpferd ein größeres Herz als das gemeine", 5,5 kg gegen 4—4,5 kg (citiert nach Wilckens p. 81); ja das Herzgewicht des Vollbluthengstes Helenus betrug über 6 kg (13,25 Pfd. engl.) (Hasebroek p. 324). Zugleich ist der Puls der Vollblutpferde etwa 28—32 Schläge in der Minute, bei den gemeinen Pferden ist 36—40 die Norm. Es scheint danach das Schlagvolumen bei den Vollblutpferden bedeutender zu sein als bei den gemeinen.

Herzvergrößerung durch Vermehrung der in den Blutlauf eingeschalteten Reibungswiderstände kennen wir normalerweise von der Schwangerschaftshypertrophie des Herzens beim Menschen, wo die durch die Placenta vermehrte Masse der Capillaren eine erhöhte Herzarbeit erfordert. In ähnlicher Weise haben wir oben (S. 334) die maximale Herzgröße bei dem frisch geschlüpften Vogel oder dem neugeborenen Säuger zu erklären versucht.

Ein größeres Herzverhältnis kann auch die Folge sein von Sauerstoffmangel und damit verbundener reicherer Blutversorgung der Lungen. Grober (1909) hat nachgewiesen, daß in der Reihe Stallkaninchen-Wildkaninchen-Hase die rechte Herzkammer an der Zunahme des Herzens zunehmend stärker beteiligt ist als die linke; sie nimmt um das 4,02fache zu, die linke nur um das 2,85fache. Das bedeutet nach Grober eine verhältnismäßig bedeutendere Steigerung der Leistung des Lungenkreislaufs gegenüber dem Körperkreislauf, infolge der Erschwerung des Atmens beim Laufen. Ähnliches hat Strohl für das Alpenschneehuhn der Schweiz

gegenüber dem Moorschneehuhn Skandinaviens nachgewiesen; auch hier ist die rechte Herzkammer mehr als die linke an der bedeutenderen Größe des Herzens beim Alpenschneehuhn beteiligt. In der Lebensweise unterscheiden sich die beiden Formen, die wahrscheinlich als geographische Unterarten derselben Art anzusehen sind, dadurch, daß das Alpenschneehuhn als Hochgebirgsvogel in Höhen von 2000—3000 m in wesentlich dünnerer Luft lebt, als jenes, das in geringen Höhen, selbst unweit der Küste vorkommt.

Wie bei der Muskelarbeit, so wird ein reicherer Sauerstoffverbrauch auch durch die Verbrennungen bewirkt, auf denen bei den homöothermen Tieren die Erhaltung der Eigentemperatur des Körpers beruht. Ist es ja doch durch Stoffwechseluntersuchungen festgestellt, daß der Sauerstoffverbrauch bei niederer Temperatur größer ist als bei höherer. So fanden v. d. Heide u. Klein (1913, p. 200) durch Respirationsversuche beim Schwein:

bei 10°: 1778,8 l O-Verbrauch und 1744,4 l CO_2-Produktion
„ 19°; 1558,6 l „ „ 1595,3 l „
„ 22°: 1400,5 l „ „ 1405,4 l „

Daß durch Abkühlung die Verbrennung gesteigert wird, geht auch daraus hervor, daß man den Glykogenvorrat eines Kaninchens durch einfaches Abkühlen zum Verschwinden bringen kann (Külz). Die Produktion von Wärme durch Verbrennung von Nährstoffen, nicht auf dem Umwege über Muskelarbeit, stellt doch gleichfalls wesentliche Ansprüche an die Herzarbeit; denn diese muß zur Zufuhr von Sauerstoff und zur Abfuhr der Verbrennungsprodukte das Blut in lebhafteren Umlauf setzen. Auch vermehrte Nahrungsaufnahme und erhöhte Herbeiführung gespeicherter Brennstoffe bedeutet eine Belastung für die Herztätigkeit.

Nun wird bei den homöothermen Tieren beständig Wärme abgegeben, und die Wärmeabgabe ist proportional der Körperoberfläche, sofern die verglichenen Tiere in ihren Schutzvorrichtungen gegen die Wärmeabgabe (Haar- bzw. Federkleid, Fettpolster) gleich ausgerüstet sind. Danach würde also bei gleichem Wärmeschutz die Wärmeabgabe und entsprechend der Erhaltung der Körpertemperatur auf gleicher Höhe, auch die Wärmeproduktion für die Flächeneinheit gleich sein, wie es durch Rubner's (1883) grundlegende Versuche an Hunden in der Tat nachgewiesen worden ist. Pütter bekämpft zwar aus theoretischen Erwägungen diesen Schluß; doch räumt er ein, daß praktisch für alle Tiere von über 30 g und unter 90 kg

Körpergewicht der Satz von der Konstanz des Umsatzes auf die Einheit der Körperoberfläche zutrifft.

Dadurch bietet sich eine Erklärung jener Tatsachen, die unter der Bezeichnung Reihenregel zusammengefaßt werden, daß größere Stücke einer Art im allgemeinen ein niedrigeres Herzverhältnis haben als kleinere, daß also mit zunehmender Körpergröße bei reifen Tieren das Herzverhältnis abnimmt. Das kleinere Tier hat die relativ größere Körperoberfläche, muß also für die gleiche Masse eine größere Wärmemenge produzieren als das größere Tier. Damit würde also auch seine Herzarbeit steigen, und so seine Herzgröße funktionell beeinflußt werden. Der geringere Wärmeschutz, den kleinere Tiere wegen der geringeren Dichte ihres Pelzes oder Gefieders im allgemeinen besitzen, wirkt in gleicher Richtung auf vermehrte Wärmeabgabe bei ihnen. Schon W. Müller hat das geringere Herzverhältnis beim größeren Menschen aus der relativ geringeren wärmeabgebenden Oberfläche erklärt.

Bei Säugern ist der Wärmeschutz im allgemeinen weniger wirksam als bei Vögeln, die sparsamer mit ihrer Körperwärme sind. Bei den Vögeln bilden die Konturfedern eine zusammenhängende Lage über den Flaumfedern, sie haben dadurch gleichsam einen Mantel; ferner erhält ein großer Teil ihrer Oberfläche durch die angelegten Flügel einen wirksamen Schutz; die distalen Teile ihrer Hintergliedmaßen und ihr Schnabel, also Stellen mit größerer Oberflächenentfaltung, enthalten wenig Weichteile, vor allem keine Muskeln und brauchen deshalb nur geringe Durchblutung im Vergleich zu den Gliedmaßen und den Lippen der Säuger; ein durchbluteter Schwanz und Ohrmuscheln fehlen und dadurch wird wiederum die wärmeabgebende Oberfläche wesentlich vermindert gegenüber den Säugern; schließlich geben für die inneren Organe der Leibeshöhle die Luftsäcke, die die ganzen Eingeweide einwickeln, einen besonders wirksamen Wärmeschutz ab. All das wirkt zusammen, die Wärmeabgabe durch die Oberfläche bei ihnen so zu mindern, daß sie bei weitem nicht die Rolle spielt wie bei den Säugern. Deshalb tritt auch die Reihenregel bei den Vögeln viel weniger deutlich in die Erscheinung als bei den Säugern.

Wärmeabgabe und damit erhöhter Stoffwechsel wirkt auch in Reihen verwandter und daher auch physiologisch ähnlicher Arten dahin, daß die kleineren Arten das größere Herzverhältnis haben, wie oben dargelegt. Doch müssen sich hier öfters Abweichungen einstellen (vgl. oben S. 347), weil die physiologische Ähnlichkeit der verglichenen

Tiere nicht so selbstverständlich ist wie bei Angehörigen der gleichen Art, weil bei verschiedener Lebensweise allerhand Anpassungen auf den Stoffwechsel und damit auf die Herzgröße verändernd einwirken müssen.

Diese Erklärungsweise macht es ohne weiteres einleuchtend, daß bei den wechselwarmen Tieren die Reihenregel nicht gilt, daß insonderheit bei den Fischen große und kleine Stücke derselben Art auch das gleiche Herzverhältnis haben.

Wenn man aber in dieser Weise dem Wärmehaushalt der Tiere eine Bedeutung für die Herzgröße beimessen muß, so ist auch zu erwarten, daß bei vergleichbaren Tieren, also Angehörigen derselben Art oder verwandter Gattungen, die in verschiedenen Klimaten leben, die größere Wärmeproduktion bei der Form aus kälteren Gegenden ein größeres Herz bewirkt gegenüber der Form aus wärmerem Klima.

In der Tat findet sich hierfür eine ganze Anzahl von unzweifelhaften Belegen; ja bei der noch überaus geringen Kenntnis der Herzgröße von Tieren ist erstaunlich, wie zahlreich schon die Tatsachen sind, die eine solche Deutung geradezu fordern. Ich hatte einzelne auffällige Unterschiede in den Herzgewichten bei Tieren gleicher Art bemerkt, die ich einerseits in Tübingen untersuchte, andrerseits in Berlin, wohin sie vielfach vom Norden und Osten her, aus Preußen und Schlesien kamen. So zeigte der Tübinger Auerhahn (No. 2) ein viel niedrigeres Herzgewicht (4187 g, um 7‰) als die beiden Berliner, zwischen denen er in der Größe die Mitte hält (D (2) 4132 g 9,95‰); ebenso standen die Füchse aus Tübingen gleichgroßen Stücken aus Berlin im Herzverhältnis wesentlich nach; auch für die Tübinger Sperlinge, wenigstens für die Männchen, trifft das zu und ebenso für die Stare (S. 305). Es liegt mir fern, meine Schlüsse auf diese nicht genügend durch zahlreiche Einzelangaben belegten Beobachtungen aufzubauen. Sie bildeten für mich nur die Anregung zu planmäßigen Untersuchungen nach dieser Richtung.

Durch die Freundlichkeit meines Schülers Dr. Erich Titschack, dem ich dafür sehr verbunden bin, gelang es mir, zwei Sendungen Sperlinge aus St. Petersburg zu bekommen, und zwar 13 Stück *Passer domesticus* aus der Stadt selbst, und 12 Stück *P. montanus* aus Zarskoje Selo. Beide ergaben ein erheblich höheres Herzverhältnis als die deutschen Stücke: *P. domesticus*-♂ D (8) 33,4 g 15,52‰ gegen norddeutsche D (8) 32,3 g 13,84‰ und Petersburger ♀ D (5) 31,9 g 14,84‰ gegen norddeutsche D (5) 29,9 g 12,90‰;

P. montanus-♂ D (11) 28,2 g 15,74‰ gegen deutsche D (4) 24,8 g 14,00‰ und vielleicht gegen Tübinger (s. oben S. 307 Anm. 1) D (7) 25,8 g 13,09‰. Da die deutschen Stücke ein geringeres Körpergewicht haben, so ist die Vergrößerung des Herzgewichts bei den Petersburgern auch noch gegen die Reihenregel, also einwandfrei. Der Unterschied ist so bedeutend, daß der Durchschnitt der Petersburger Stücke die Höchstwerte der deutschen, auch der schlesischen von Thiergarten (Kreis Wohlau), noch um beträchtliches übertrifft. Meine Bemühungen, Stücke aus Venedig zu weiterer Vergleichung zu bekommen, schlugen leider fehl.

Weiter suchte ich Stützen für meine Annahme durch die Untersuchung der Gewichtsverhältnisse beim Eichhorn aus verschiedensten Teilen Deutschlands zu bekommen. Ich verschaffte mir zu den Stücken von Tübingen und den im allgemeinen aus Norddeutschland stammenden Berliner Stücken solche aus dem Schwarzwald (Dornstetten), dem württembergischen Unterland (Kochendorf), aus Schlesien (Thiergarten, Krs. Wohlau), der Niederlausitz (Guben), Ostpreußen (Szittkehmen) und dem Oberharz (Hahnenklee und Lautenthal bei Goslar). Leider wurde die Untersuchung durch den Krieg unterbrochen und ihre Wiederaufnahme ist, mannigfacher Schwierigkeiten wegen, für die nächste Zeit unmöglich. Immerhin geben die Befunde schon Ergebnisse, die mit meinen Annahmen recht gut übereinstimmen. Aber ich fühle sehr wohl, daß sie wegen der geringen Zahl der Stücke, die mir von einzelnen Stellen zur Verfügung stehen, noch der Vervollständigung bedürfen. Ich ordne die Durchschnittszahlen von den einzelnen Fundorten nach der Größe des Herzverhältnisses und füge die mittlere Temperatur für das Jahr (M), für den Januar (I) und für den Juli (VII) dem Fundort bei. Die Temperaturangaben beziehen sich bei Kochendorf auf Heilbronn, bei Wohlau auf Breslau, bei Guben auf Grünberg, bei Dornstetten auf Freudenstadt, bei Szittkehmen auf Tilsit, bei Hahnenklee auf Clausthal.

Kochendorf	M + 9,3°	I + 0,1°	VII + 18,7°	D (7)	337 g	5,00‰
Wohlau	+ 8,3	— 1,5	+ 18,6	D (3)	374	5,68
Guben	+ 7,7	— 1,9	+ 17,7	D (2)	314	5,55[1])
Dornstetten	+ 6,6	— 2,3	+ 15,8	D (5)	315	5,87
Tübingen (verschiedener Herkunft)				D (9)	354	6,04
Szittkehmen	+ 6,3	— 4,4	+ 17,7	D (15)	293	6,21
Hahnenklee	+ 5,9	— 1,8	+ 14,8	D (15)	320	6,53
Berlin (Herkunft unbestimmt)				D (12)	361	6,57

1) Das junge Tier No. 2 ist ausgelassen.

Die Tübinger Stücke werden in der Hauptsache von der schwäbischen Alb und aus dem Schwarzwald stammen, wie sie dem Präparator Förster, von dem ich sie erhielt, zum Ausstopfen zugingen. Die Berliner Stücke stammen ebenfalls aus allerlei Gegenden, hauptsächlich vom Nordosten; ich hatte, als ich sie wog, noch keine Veranlassung zu genauer Nachfrage über ihre Herkunft.

Diesen günstigsten Fällen, wo ich Angehörige derselben Art aus Gebieten mit verschieden hohen Temperaturen vergleichen konnte, schließe ich die Vergleichung von nahe verwandten Formen an, Angehörigen der gleichen oder einer nahestehenden Gattung, von denen die eine bei uns als Stand- oder Zugvogel lebt, die andere im subarktischen Gebiet zu Hause ist und nur im Winter zu uns kommt.

Zuerst seien der Wander- und der Merlinfalke einerseits, der Lerchenfalke andrerseits verglichen. *Falco peregrinus* brütet zwar zuweilen auch bei uns, kommt aber hauptsächlich als Wintervogel zu uns; er ist nach Brehm in der Tundra rings um den Pol der vorherrschende Falke, wird aber durch den nordischen Winter gezwungen, südwärts zu wandern. Nur selten brütet der Merlin, *F. aesalon*, in Deutschland; sein Brutgebiet ist ebenfalls der hohe Norden, besonders die Tundra. Der Lerchenfalke, *F. subbuteo*, dagegen bewohnt in Europa nur die wärmeren und gemäßigten Teile und ist in Südschweden schon selten (Naumann, 5, p. 103). Dem entspricht der große Unterschied in den Herzverhältnissen:

Falco peregrinus	D (5)	785,7 g	12,23 g	15,57‰
Falco aesalon	D (2)	193,0	3,18	16,50
Falco subbuteo	D (2)	220,3	2,43	11,03

Der geringe Größenunterschied zwischen Merlin- und Lerchenfalken erleichtert die Vergleichung; das größere Herzverhältnis des Wanderfalken gegenüber dem Lerchenfalken steht überdies gegen die Reihenregel.

Ich schließe Sumpfohreule und Waldohreule an. Die Sumpfohreule bewohnt die Tundra und überwintert bei uns; nur gelegentlich, bei besonders reichlicher Nahrung, brütet sie auch bei uns. Meine Stücke sind mit Ausnahme von No. 7, das aus Rußland stammt, Wintervögel. Die Waldohreule ist bei uns als Stand- und Strichvogel heimisch. Wenn wir nur die Männchen vergleichen (von der Sumpfohreule habe ich nur Männchen, vgl. S. 293, Anm.), so erhalten wir *Asio accipitrinus* D (8) 315,2 g 9,84‰, *Asio otus* D (8) 265,1 g 8,15‰. Da die Sumpfohreule größer ist, so ist der Unterschied des

Herzverhältnisses gegen die Reihenregel, also die bedeutendere Herzgröße völlig einwandfrei. Der Unterschied würde noch größer, wenn man von *A. otus* den Gesamtdurchschnitt nimmt, D (14) 289,5 g 7,95 ‰. — Ebenso ist das Ergebnis, wenn man die arktische Schneeeule mit unserem Uhu vergleicht: *Nyctea scandiaca* D (1) 2280 g 9,10‰, *Bubo bubo* D (1) 1875 g 4,70‰. Leider konnte ich von jeder der beiden Arten nur ein Stück untersuchen; aber der Unterschied der Herzverhältnisse ist so bedeutend und wird noch dadurch verstärkt, daß er gegen die Reihenregel geht, kann also als einwandfrei gelten.

Ein weiteres Beispiel bietet der Vergleich zwischen Rauhfußbussard und Mäusebussard. Diese stimmen in ihrer Lebensweise vollkommen überein; aber der Rauhfußbussard ist ein Tundrenbewohner, der nur im Winter zu uns kommt (vgl. die Daten der Tabelle S. 289f.). Die untersuchten Mäusebussarde sind allerdings ebenfalls z. T. Wintergäste[1]); aber die Heimat dieses Vogels reicht nach Norden nur bis ins nördliche Skandinavien und geht keinenfalls über die Baumgrenze hinaus. Jedenfalls ist noch ein ziemlich erheblicher Unterschied im Herzverhältnis gegenüber dem Rauhfuß vorhanden. Die Werte sind: *Archibuteo lagopus* D (9) 958 g 8,35‰, *Buteo buteo* ♀ D (24) 1020 g 7,09‰. Der Unterschied wird kaum verringert, wenn man die Reihenregel berücksichtigt. Wenn es möglich wäre, ein genügend großes Material deutscher Brutvögel vom Mäusebussard zusammenzubringen, so würde sich wahrscheinlich der Abstand noch vergrößern.

Ein anderer Bewohner des Nordens, der Tundra und der waldlosen Gebiete Nordasiens, ist die sog. Alpenlerche, *Otocorys alpestris*; ich habe von ihr leider nur ein Stück untersuchen können, und zum Vergleich steht mir nur eine Feldlerche zu Gebote, die in der Gegend von Bonn im Winter erlegt worden ist, also auch aus nördlicheren Gegenden stammt — doch geht ja ihr Brutgebiet nicht über 67° 15′ n. Br. hinaus. Ich finde: *Otocorys alpestris* 35,7 g 17,23‰, *Alauda arvensis* 45,0 g 12,8‰. Der Unterschied der Herz-

1) Es ist von Bedeutung, daß die Stücke aus den Monaten März bis September (mit Ausnahme von No. 18, das aus Rußland stammt) zu den kleinen Tieren gehören und bei den Männchen nicht über 786 g, bei den Weibchen nicht über 925 g hinausgehen. Danach scheinen die bei uns brütenden Bussarde kleiner zu sein als die nordischen, ein Verhalten, das durchaus der BERGMANN'schen Regel entspricht (vgl. v. BOETTICHER, 1915).

verhältnisse ist also sehr groß, so daß es nicht in Betracht kommt, daß er sich nach der Reihenregel noch ein wenig vermindert.

Ein Vogel, der ebenfalls aus kälteren Gegenden, aus Rußland und Sibirien im Winter zu uns kommt, ist der Nußhäher. Wenn wir ihn mit unserem Eichelhäher vergleichen, bekommen wir wieder einen bedeutenden Unterschied der Herzverhältnisse: *Nucifraga caryocatactes* D (9) 149,7 g 12,36‰, *Garrulus glandarius* D (21) 168 g 9,55‰. Der Unterschied ist geringer als bei den meisten der bisher betrachteten Formen, und wird in Ansehung der Reihenregel noch etwas herabzusetzen sein. Aber es ist ja auch der Nußhäher kein subarktischer Vogel, wie die bisher betrachteten, sondern ein Waldbewohner, der freilich in den Übergangsjahreszeiten auch recht niedrigen Temperaturen ausgesetzt ist; allerdings sind auch mehr als die Hälfte der untersuchten Eichelhäher ebenfalls Wintergäste.

Vielleicht erklärt sich so auch der große Unterschied in den Herzgewichten bei *Mareca penelope*. „Wie viele andere Entenarten im Norden heimisch, verbreitet sich die Pfeifente über das ganze Gebiet der Tundren der Alten Welt“ (Brehm, 1911, Vögel, Bd. 1, p. 236). Aber der Vogel nistet ab und zu auch bei uns. So könnten die Stücke mit dem Herzverhältnis von 12,5 und 12,8‰ nordischen Ursprungs sein, während die beiden mit dem leichteren Herzen (9,29 und 9,79‰) vielleicht deutsche Brutvögel sind. Jene übertreffen die kleinere *Nettion crecca* an Herzgewicht, diese stehen hinter ihr zurück. Das ♀ No. 2 wurde in der Nähe von Bonn nach Eintritt der ungewöhnlichen Kälte im November 1919 erlegt, als auch sonst zahlreiche nordische Gäste hier beobachtet wurden.

Klatt's (1913) Untersuchungen in Eritrea setzen uns instand, auch eine Anzahl Tierformen aus wärmeren Klimaten mit solchen aus unseren Breiten in Vergleich zu setzen. Klatt hat das schon selbst getan und sagt, daß die Herzverhältnisse „bei den abessinischen Formen fast stets kleiner sind als bei gleichgroßen verwandten europäischen Arten. Das Auffinden von Vergleichsformen ist leider meist sehr schwer; meist sind bedeutende Größenunterschiede bei den verwandten Formen vorhanden. Zu *Aquila rapax* aus Abessinien mit 1948 g 6,70‰ haben wir nur *Aquila chrysaetus* D (2) 3377,5 g 8,36‰ (nach der Reihenregel vergrößert sich der Unterschied noch). Die Schakale D (11) 7268 g 6,75‰ vergleicht Klatt mit dem Fuchs D (8) 6052 g 9,48‰. Der Vergleich mit gleichgroßen Haushunden ist ebenfalls sehr lehrreich; wir finden da, daß das Herzverhältnis beim Schakal niedriger ist als bei seinem domestizierten

Abkömmling (in unserem Klima!), entgegen anderen Beispielen s. oben S. 341). Es ist also wohl das niedrigere Herzgewicht der Schakale Eritreas auf Rechnung des viel milderen Klimas ihrer Heimat zu setzen. Auffällig ist auch der Unterschied zwischen dem abessinischen Hasen D (6) 2059 g 6,87‰ und dem unsrigen mit D (5) 3741 g 8,90‰, wobei sich der Abstand entsprechend der Reihenregel noch vergrößert.

Schließlich möchte ich noch zwei Belege dafür anführen, daß der Einfluß des kälteren Klimas das Herzverhältnis zu steigern geeignet ist. Von unserm Buchfinken sind die Männchen Standvögel und bleiben im Winter hier, die Weibchen dagegen ziehen im Winter nach dem Süden. So sind also die Männchen den Einflüssen unseres heimischen Winters ausgesetzt. Sie haben dementsprechend ein bedeutend höheres Herzverhältnis als die Weibchen; ich finde: ♂ D (11) 22,35 g 14,32‰, ♀ D (6) 21,52 g 12,81‰; der Unterschied steht gegen die Reihenregel, wäre also eher noch etwas zu erhöhen. Daß das größere Herz hier nicht etwa bloß ein sekundäres Geschlechtsmerkmal ist, wird höchst wahrscheinlich durch den Vergleich mit dem naheverwandten Bergfinken, *Fringilla montifringilla*, bei dem nach meinen Wägungen (3 ♂, 3 ♀) die etwas kleineren Weibchen sogar ein etwas höheres Herzverhältnis haben als die Männchen; das bedeutet, mit Rücksicht auf die Reihenregel, keinen Unterschied. — Die andere Tatsache, die sich im gleichen Sinne deuten läßt, ist der Unterschied im Herzgewicht von Raubwürger und Neuntöter. Der Raubwürger ist bei uns Stand- und Strichvogel und setzt sich somit unserer Winterkälte aus; der Neuntöter ist Zugvogel und verläßt uns über die kalte Jahreszeit. Die gefundenen Werte sind: *Lanius excubitor* D (6) 63,9 g 16,36‰, *L. collurio* D (2) 27,52 g 10,84‰; angesichts der Reihenregel erscheint der Unterschied noch bedeutender. — Auch der große Unterschied im Herzgewicht zwischen Habicht und Bussard fällt mit einer solchen Verschiedenheit der Lebensweise zusammen, wenn wir auch hier, entsprechend zahlreicher sonstiger Unterschiede, vorsichtig sein müssen. Die Werte sind:

Astur palumbarius	♂ D (8)	823,0 g	10,14‰,	♀ D (12)	1139 g	9,19‰
Buteo buteo	♂ D (19)	786,0	7,73	♀ D (24)	1020	7,09

Jenem gestattet sein kräftiges Herz, bei uns zu überwintern, diesem nicht.

Somit scheint es also erwiesen, daß das Leben in kälteren Klimaten höhere Ansprüche an das Herz stellt als das in wärmeren

Gebieten, und es ist wahrscheinlich, daß dementsprechend die Herzgröße durch funktionelle Anpassung geregelt wird. Aber die Möglichkeit, das Herz zu vergrößern und damit den Blutdruck oder das Schlagvolumen oder auch beides zu erhöhen, hat wahrscheinlich ihre Grenzen. Für den Blutdruck im kleinen Kreislauf liegt eine solche z. B. in der Widerstandsfähigkeit der Lungenkapillaren, deren Wand ja für den Gasaustausch möglichst dünn sein sollte. Die Vergrößerung des Herzens ist eine der Bedingungen, die den Übergang in ein kälteres Klima, die „Akklimatisation" in einem solchen ermöglichen. Hier dürfte eine der Grenzen für die Akklimatisationsfähigkeit liegen. Wenn das Herz schon vorher, aus anderen Rücksichten, eine bedeutende Größe hat, so kann die Grenze für weitere Vergrößerung nahezu erreicht sein und eine Akklimatisation ist dann unmöglich. Es ist ja sicher kein Zufall, daß die höchsten Werte für das Herzverhältnis nur wenig über 20‰ hinausgehen. Bei Parrot, dessen Werte meist etwas höher sind als die meinen, geht es bis 25‰; das höchste, das ich gefunden habe, ist 18,29‰ bei *Phylloscopus sibilatrix*.

Während unter den Vögeln, deren Herzverhältnis 16‰ übersteigt, in großer Zahl solche vertreten sind, die kalte Gegenden bewohnen, wie die Strandläuferarten (*Tringa*), der Goldregenpfeifer, die Alpenlerche, der Raubwürger und der Merlinfalke, stehen zwei in dieser Gesellschaft ganz fremd da: der Pirol mit D (2) 68 g 17,28‰ und der Eisvogel mit D (6) 38 g 17,94‰. Beide sind die einzigen nördlichen Vertreter von Familien, die in den Tropen weit verbreitet sind. Sie allein unter ihren zahlreichen Verwandten haben sich niedrigeren Temperaturen angepaßt: sollte nicht ihr ungewöhnlich hohes Herzgewicht damit im Zusammenhang stehen? Doch hier hört einstweilen die Möglichkeit auf, mehr als eine Vermutung auszusprechen.

Auch bei den Säugern scheint hohes Herzgewicht mit der Fähigkeit, niedere Temperaturen zu ertragen, in engem Zusammenhange zu stehen. Bei dem viel geringeren Wärmeschutz, den die Säuger genießen, sind nur größere Tiere, bei denen die Oberfläche ja verhältnismäßig kleiner und daher die Abkühlung geringer ist, imstande, sich dem Einfluß des Winters ohne besonderen Schutz auszusetzen. Die meisten unserer Säuger, insbesondere alle die kleiner sind als der Hase, aber auch viele größere, wie Fuchs und Dachs, haben Schlupfwinkel, wie Baue im Boden, Felshöhlen, Baumlöcher oder Nester, in denen sie den Winter zubringen. Dort sind sie vor Kälte geschützt. Bei einer Außentemperatur von -15^0 herrscht nach

Appel u. Jacobi im Kaninchenbau, 2 m vom Eingange, eine Temperatur von + 4° C; im ausgepolsterten Lager wird sie noch entsprechend höher sein. Vielfach verfallen sie außerdem in einen Winterschlaf. Ohne solche Winterwohnungen, der vollen Einwirkung der Kälte ausgesetzt, nur durch ihren Pelz geschützt, leben nur Hase, Reh, die Hirsche, Wildschwein, Wolf, Luchs und die nordischen Säuger, wie Eisbär, Eisfuchs und Moschusochs. Es ist nun sehr bezeichnend, daß gerade der Hase und das Reh ein sehr hohes Herzgewicht besitzen. Der Hase steht mit D(7) 3917 g 8,92‰ weit über seinem nächsten bei uns lebenden Verwandten, dem Kaninchen mit D(7) 1634 g 2,93‰. Daß seine große Schnelligkeit und Ausdauer im Laufen durch sein kräftiges Herz ermöglicht wird, ist sehr wahrscheinlich; aber nicht minder dürfte seine Härte gegen niedere Temperatur damit zusammenhängen. Dasselbe gilt für das Reh, D(15) 21673 g 9,01‰, dessen Herzverhältnis für seine Größe sehr hoch ist. Für größere Tiere, wie für das viermal so schwere Wildschwein, gilt das allerdings nicht mehr; die Werte für dieses sind D(10) 81600 g 4,02‰.

Wir stehen bezüglich der Gewichtsverhältnisse des Herzens noch ganz im Anfang unserer Kenntnisse. Fast alle Wägungen beziehen sich bisher auf Tiere, die dauernd oder doch zeitweilig in Deutschland leben. Aus dem hohen Norden wie aus den Tropen fehlen Wägungen fast ganz. Es wäre z. B. von großem Belang, das Herzverhältnis von Eisfuchs und Schneehase, oder von tropischen Eisvögeln oder Pirolen zu kennen. Schakale, die ja in den verschiedensten Klimaten vorkommen, dürften eine lehrreiche Reihe von Herzgewichten liefern. Kurz, hier ist noch ein weites Feld, wo wichtige Tatsachen unserer Kenntnis erschlossen werden können. Naturforscher, die im Norden oder in den Tropen ansässig sind, sollten sich die Gelegenheit nicht entgehen lassen, auch nach dieser Richtung die Wissenschaft zu bereichern. Auch Reisende könnten vielleicht manche Angabe beisteuern, wenn ich auch nicht verkenne, daß die heikle Arbeit des Herauspräparierens, Wägens und Reinigens kleiner Herzen auf Reisen meist nicht gut zu ermöglichen ist, und daß andrerseits bei großen Tieren zwar das Herz leicht zu wägen ist, um so schwieriger aber die Ermittlung des Körpergewichts wird. Immerhin möchte ich nicht unterlassen, hier darauf hinzuweisen, wie bedauerlich es ist, daß die Tierbeschreibung so wenig mit der Wage arbeitet. Wo finden wir Gewichtsangaben von Tieren in einiger

Zuverlässigkeit? Ich habe außer bei Klatt (1913) nur in dem schönen Werk des zu früh verstorbenen B. Hantsch über die Vogelwelt Islands (Berlin 1905) solche in größerer Anzahl beieinander gefunden. Und es ist doch so lehrreich zu sehen, wie das Gewicht unserer Vogelarten nach Norden so vielfach zunimmt, nach Süden abnimmt. Gerade da ist mit dem Gewicht viel mehr gesagt als mit Maßen, die vielfach nur am toten, gestreckten und entstellten Balg genommen werden können. Freilich, das Gewicht kann nur der Sammler ermitteln; Museumsarbeit ist das nicht.

Literaturverzeichnis.

Appel, O. und A. Jacobi, 1902, Beobachtungen und Erfahrungen über die Kaninchenplage und ihre Bekämpfung, in: Arb. biol. Abt. Land-Forstwirtsch. Gesundheitsamt, Vol. 2, p. 471—505.

Bergmann, J., 1884, Über die Größe des Herzens bei Menschen und Tieren, Diss. München.

Bethcke, H., 1919, Vergleichende Untersuchungen an Frettchen und Iltissen, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Physiol., p. 589—620.

Bollinger, O., 1893, Über die Größenverhältnisse des Herzens bei den Vögeln, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 9, p. 106—113.

Bonaparte, C. L., 1842, Iconografia della Fauna Italica, Vol. 3: Pesci, Roma.

v. Boettigher, H., 1915, Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Klima und Körpergröße bei homöothermen Tieren, in: Zool. Jahrb., Vol. 40, Syst., p. 1—56.

Brehm, A. E., 1911 ff., Tierleben, 4. Aufl., herausg. von O. zur Strassen.

Doderlein, P., 1891, Manuale ittiologico del Mediterraneo, Fasc. 5.

Eisig, H., 1883, Biologische Studien, angestellt in der Zoologischen Station zu Neapel: Über das Ruhen der Fische, in: Kosmos (Vetter), Vol. 12, p. 438.

Gaupp, E., 1904, Anatomie des Frosches, 3. Bd., Braunschweig.

Gocke, E., 1883, Über die Gewichtsverhältnisse normaler menschlicher Organe, Diss. München.

Grober, J., 1907, Untersuchungen zur Arbeitshypertrophie des Herzens, in: Deutsch. Arch. klin. Med., Vol. 91, p. 515.

—, 1908a, Die Massenverhältnisse des Vogelherzens, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 125, p. 507.

Grober, J., 1908b, Über die Beziehungen zwischen Körperarbeit und der Masse des Herzens und seiner Teile, in: Arch. exp. Pathol., Vol. 59, p. 424—429.

—, 1909, Herzmasse und Arbeit, in: Ergebn. inn. Med., Vol. 3, p. 34—55.

—, 1913, Herzmasse und Körperarbeit, in: Naturw. Wochenschr. (N. F.), Vol. 12, No. 13—15.

Hasebroek, K., 1917, Die Entwicklungsmechanik des Herzwachstums, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 168, p. 247—350.

Hasenfeld, A. und E. Romberg, 1897, Über die Reservekraft des hypertrophischen Herzmuskels und die Bedeutung der diastolischen Erweiterungsfähigkeit des Herzens, in: Arch. exp. Pathol., Vol. 39, p. 333—384.

v. d. Heide, R. und W. Klein, 1913, Stoff- und Energieumsatz des Schweines, in: Biochem. Ztschr., Vol. 55, p. 195—215.

Hesse, R., 1906, Stoffwechsel und Herz, in: Natur u. Schule, Vol. 5, p. 437—449.

—, 1908, Die Beziehungen zwischen Herzgröße und Arbeitsleistung bei den Wirbeltieren, in: Jahresb. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Vol. 64, p. LXXVIII—LXXXI.

Joseph, R., 1908, The ratio between heart-weight and body-weight in various animals, in: Journ. exper. Med., Vol. 10, p. 521—528.

Klatt, B., 1913, Bericht über eine Reise nach Eritrea im Frühjahr 1913, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1913, p. 327—360.

—, 1919, Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichts, in: Biol. Ctrbl., Vol. 39, p. 406—421.

Külbs, 1909, Über Herzgewichte bei Tieren, in: Verh. 26. Kongr. inn. Med. (Wiesbaden).

Lo Bianco, S., 1899, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 13, p. 448—573.

Meckel, J. F., 1831, System der vergleichenden Anatomie, 5. Teil, Halle.

Müller, E., 1919, Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildkaninchen, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Physiol., p. 503—588.

Müller, Max, 1909, Einiges über die Beziehungen zwischen äußeren und inneren Brustmaßen und den im Brustraume eingeschlossenen Organen, in: Landwirtsch. Jahrb., Vol. 38, p. 593—627.

Müller, W., 1883, Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens, Hamburg u. Leipzig.

Murray, J. and J. Hjort, 1912, The depths of the ocean, London.

Naumann's Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Neubearbeitung, herausg. von C. R. Hennicke, Gera-Untermhaus, Vol. 5, o. J.

Oppenheimer, C., 1889, Über die Wachstumsverhältnisse des Körpers und der Organe, in: Ztschr. Biologie, Vol. 25, p. 328—357.

Parrot, C., 1893, Über die Größenverhältnisse des Herzens bei Vögeln, in: Zool. Jahrb., Vol. 7, Syst., p. 496—522.

dal Piaz, A. M., 1911, Über die Bestimmung des Größenverhältnisses des Herzens bei den Vögeln, Berkeley.

Pütter, A., 1918, Studien über physiologische Ähnlichkeit. V. Ähnliche Herzgrößen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 172, p. 367—412.

Roaf, H. E., 1911, The relation of the weights of the heart, liver and kidneys to the body weight in cats, in: Physiol. Proc., Dec. 16, 1911.

Robinson, Bryan, 1748, A dissertation on the food and discharges of human bodies, London (zitiert nach W. Müller, 1883).

Rubner, M., 1883, Einfluß der Körpergröße auf den Stoff- und Kraftwechsel, in: Ztschr. Biol., Vol. 19, p. 535.

Schmidtlein, R., 1878, Beobachtungen über die Lebensweise einiger Seetiere innerhalb der Aquarien der zoologischen Station, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 1, p. 1—27 u. 489—514.

Schneider, J., 1904, Das absolute und relative Gewicht des Herzens, der Lunge, der Leber, der Niere und der Milz vom Rind, in: Ztschr Fleisch- u. Milchhygiene, Vol. 14, p. 393—398.

Seeburger, A., 1909, Über äußere Körpermaße und deren Beziehungen zur Größe und Entwicklung von Lunge und Herz bei zwei verschiedenen Schafrassen, in: Jahrb. wiss. prakt. Tierzucht, Vol. 4, p. LXXIV—CXV.

Strohl, J., 1910, Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge. I. Ein Vergleich zwischen Alpen- und Moorschneehühnern, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., p. 1—44.

Tangl, F., 1889, Über die Hypertrophie und das physiologische Wachstum des Herzens, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 116, p. 432—456.

Timmann, O., 1919, Vergleichende Untersuchungen an Haus- und Wildenten, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Physiol., p. 621—656.

Törlitz, H., Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Beiträge zur Artfrage unseres Flußaales, Bonner Diss., 1918 (noch nicht erschienen).

Vierordt, H., 1890, Das Massenwachstum der Körperorgane des Menschen, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., Jg. 1890, Suppl.-Bd., p. 62—94.

Wilckens, M., 1880, Naturgeschichte der Haustiere, Dresden.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Weitere Mitteilungen über die Entstehung der Farbe gewisser Schmetterlingkokons

und über ihre von den Autoren angenommene Anpassung an die Umgebung.

Von

J. Dewitz.

Mit Tafel 7—9.

Es gibt unter den Raupen verschiedene Arten, die bald helle, bald dunkle Kokons anfertigen. Die Entstehung der Farbe dieser Kokons hat schon mehrere Autoren beschäftigt, zu denen auch Réaumur gehört. Besonders hat aber Poulton die Aufmerksamkeit auf solche Kokons gelenkt, da nach seiner Meinung der hellere oder dunklere Farbenton durch hellere oder dunklere Umgebung veranlaßt wird. Andere Autoren sind ihm in dieser Auffassung gefolgt. Vor jetzt schon langer Zeit (1905) zeigte ich (6) aber, daß die braune oder schwarzbraune Farbe der Kokons mit der Feuchtigkeit der Umgebung zusammenhängt. H. Federley (17) kam dann 5 Jahre darauf zu derselben Ansicht, ohne meine früheren Angaben gekannt zu haben. (S. 391 u. 392.)

Schon zu wiederholten Malen habe ich über diesen Gegenstand Mitteilung gemacht und in den Jahren 1918 und 1919 habe ich die Frage nochmals geprüft, wozu mir die Arbeit von Leonore Brecher, Die Puppenfärbung des Kohlweißlings, Pieris brassicae L. (in: Arch.

Entw.-Mech., Vol. 43, 1917) Veranlassung gab. Dieses Mal suchte ich auch festzustellen, welche Organe der Raupe die für die Farbstoffbildung nötigen Elemente (Tyrosinase und Chromogen) liefern. In einer vorläufigen Mitteilung (in: Naturw. Wochenschr. [N. F.], Vol. 17, 1918, p. 685—688) faßte ich die im Jahre 1918 gemachten Beobachtungen zusammen. Ich konnte sie im folgenden Jahre (1919) in einigen Punkten verbessern und erweitern.

Ich unterlasse es, in der folgenden Arbeit auf die Beobachtungen anderer Personen und auf meine eigenen zurückzukommen, da diese bereits in einigen meiner Veröffentlichungen (6, 8, 12) besprochen worden sind und da sich am Schlusse der vorliegenden Arbeit die Fortsetzung dieser historischen Zusammenstellung befindet. Ich beschränke mich hier darauf, da, wo es zum Verständnis meiner Ausführungen nötig erscheint, die hauptsächlichen bereits bekannten Punkte kurz anzugeben.

Die von mir seit 1903 untersuchten Schmetterlingkokons gehören ihrer Entstehung nach zwei verschieden Gruppen an. In der ersten Gruppe (Saturniden: *Saturnia pavonia* und *S. pyri*) spinnt die Raupe einen festen Kokon und ergießt auf ihn direkt eine aus dem After kommende Flüssigkeit. In der zweiten Gruppe (Lasiocampiden: *Lasiocampa quercus* und *Eriogaster lanestris*) nimmt die Raupe die aus dem After kommende Flüssigkeit in den Mund und inkrustiert mit dem Munde von innen her den von ihr gesponnenen zarten Kokon, so daß eine Schale entsteht und die spätere Puppe in einem Tönnchen liegt.

1. Der Kokon der Saturniden (*Saturnia pavonia*).

Die zur Verwandlung schreitende Raupe verhält sich wie jede andere sich verwandelnde Raupe. Sie hört auf zu fressen und gibt zunächst Futterreste und festen Kot von sich. Darauf wird dieser immer weicher, bis schließlich eine diarrhöeartige, die benachbarten Gegenstände beschmutzende Flüssigkeit abgeht, welche von brauner Farbe ist und am Schlusse farblos wird. Nachdem sich die Raupe in dieser Weise gereinigt hat, spinnt sie einen festen Kokon, der unter gewöhnlichen Verhältnissen weißlich ist. Nach seiner Beendigung entleert die Raupe von neuem Flüssigkeit aus dem After und durchtränkt mit ihr den Kokon, so daß dieser schlaff und feucht wird, als ob man ihn in Wasser gelegt hätte. Diese Flüssigkeit

ist grau oder weißlich, mehr oder minder dünnflüssig[1]) und enthält den Inhalt der Malpighi'schen Gefäße, wie unzählige aus diesen Organen stammende Krystalle anzeigen. Unter normalen Verhältnissen wird der vorher weißliche Kokon infolge der Durchtränkung braun. Es wäre aber ein Irrtum, wollte man glauben, daß sich die Durchtränkungsflüssigkeit an der Luft bräunt und wie eine Ölfarbe dem Kokon aufgetragen wird und ihm so Farbe verleiht, während das Seidengespinst farblos bleibt und an der Umfärbung nicht beteiligt ist. Das Gespinst enthält im Gegenteil bereits die Elemente, die für die Erzeugung des melanotischen Pigments notwendig sind, was schon daraus folgt, daß ein weißlicher, von der Darmflüssigkeit noch nicht durchtränkter Kokon sich bräunt, wenn man ihn in Wasser legt. Dieses oder irgendeine andere Flüssigkeit oder Feuchtigkeit im allgemeinen ist erforderlich, damit die im Gewebe enthaltenen chemischen Verbindungen wirken und das Melanin hervorbringen können. Weder ich noch andere Autoren haben bemerkt, daß die Raupe die aus dem After hervorkommende Flüssigkeit mit dem Munde aufnimmt und mit diesem auf den Kokon bringt, wie es die Raupen der folgenden Gruppe (*L. quercus*, *E. lanestris*) tun. Allem Anschein nach geschieht die Durchtränkung des Kokons direkt aus dem After.

Von dem hier gegebenen Schema kann es nach den Umständen verschiedene Abweichungen geben. Es kann vorkommen, daß die Raupe die zweite Ausscheidung aus dem After und die Durchtränkung des Kokons unterläßt. Man erkennt solches daran, daß man bei einer mikroskopischen Untersuchung des Gespinstes des Kokons auf den Seidenfäden keine aus den Malpighi'schen Gefäßen stammende Krystalle wahrnimmt, die sonst auf ihnen vereinzelt oder an manchen Stellen gehäuft vorhanden sind (Taf. 8 Fig. 6).

Der fertige Kokon ist normalerweise heller oder dunkler braun. In einer feuchten Atmosphäre ist das Gespinst von Anfang an, auch ohne seine Durchtränkung mit der späteren Flüssigkeitsausscheidung aus dem Darm, braun und diese später nachfolgende Ausscheidung aus dem Darm, die an sich nicht braun ist, verstärkt dann die braune Farbe des bereits mehr oder minder stark braun gefärbten Kokons. In einer wenig feuchten Atmosphäre fällt das Gespinst

---

1) Raupen von *A. pernyi*, die in ein Glas gesetzt waren, gaben eine wässrige trübe Flüssigkeit in solcher Menge ab, daß diese den Boden des Glases bedeckte.

mehr oder minder hell aus und auch die nachfolgende Darmausscheidung vermag keinen dunklen Farbenton hervorzurufen. In einer ganz trocknen Atmosphäre (Taf. 9 Fig. 6) entstehen ganz ungefärbte, gelblich-weiße oder ganz silberweiße Kokons; auch in dem Fall, daß die Raupe später den Inhalt des Darmes auf den Seidenkokon entleert hat. Will man ungefärbte Kokons mit Sicherheit erhalten, so braucht man einer spinnenden Raupe nur den After zu verschließen oder zu unterbinden und sie in der trockenen Zimmerluft den Kokon spinnen zu lassen. Will man darauf einen solchen ungefärbten Kokon künstlich braun machen, so legt man ihn einfach in Wasser. Hierbei fällt die Farbe besonders dann dunkel aus, wenn man nicht reines Wasser, sondern Lösungen von oxydierenden Mitteln, z. B. eine Lösung von Chromsäure, anwendet.

Nachdem ich diese bereits früher von mir oder anderen mitgeteilten allgemeinen Verhältnisse vorausgeschickt habe, will ich jetzt die Frage aufwerfen, von welchen Organen die Elemente, welche die braune Farbe des Kokons hervorrufen, geliefert werden. Hierbei muß ich bemerken, daß ich meine in einer vorläufigen Mitteilung (in: Naturw. Wochenschr. [N. F.], Vol. 17, 1918, p. 685—688) veröffentlichten Beobachtungen aus dem Jahre 1918 in dem folgenden Jahre (1919) noch einmal geprüft habe und sie dabei in einigen Punkten verbessern konnte.

Bei der Beantwortung der Frage, welche Organe der Raupe die braune Farbe des Kokons liefern, kommen folgende Organe in Betracht. Aus den Malpighi'schen Gefäßen wird der Inhalt in den Darm ergossen und zusammen mit dem Sekret des Darmes aus dem After auf den bereits gesponnenen Seidenkokon gebracht. Der Seidenkokon seinerseits ist aus der Spinndrüse hervorgegangen. Gehen wir demnach in der Organreihe zurück, so müssen wir unsere Untersuchungen mit den Malpighi'schen Gefäßen beginnen. Die Untersuchung der einzelnen Organe wurde in der Weise ausgeführt, daß sie mit etwas destilliertem Wasser im Porzellantiegelchen mit einem breiten, unten platten Glasstab verrieben wurden und zwar mit und ohne Tyrosin, das in Form von Pulver zugesetzt wurde. Es löst sich hierbei genügend Tyrosin auf, um im Fall der Gegenwart von Tyrosinase eine schwarze Färbung zu veranlassen. Vor der Verreibung im Porzellantiegel werden die Organe in mehrfach erneutem Wasser sorgfältig gespült, um das Blut (das Tyrosinase und Chromogen enthält) zu entfernen.

Im vorigen Jahre (1918) hatte ich die Malpighi'schen Gefäße

von *Sat. pavonia* im Tiegelchen mit etwas Wasser und mit oder ohne Tyrosin verrieben. In beiden Fällen war die Flüssigkeit unverfärbt, goldgelb geblieben. In diesem Jahre (1919) erhielt ich, so oft ich auch den Versuch wiederholte, ein abweichendes Resultat. Wurden die MALPIGHI'schen Gefäße im Tiegelchen mit etwas Wasser mittels eines Scherchens fein zerschnitten, so veränderte sich die Farbe der Flüssigkeit nicht. Die Flüssigkeit sowie die Stückchen der zerschnittenen Schläuche wurden aber schwarz, wenn man Tyrosinpulver zusetzte. Wurden dagegen die Schläuche am Ende abgeschnitten und weder zerstückelt noch zerrieben, sondern unversehrt gelassen, so rief auch die Gegenwart von Tyrosin keine Schwarzfärbung hervor. Wiederholt ausgeführte Versuche zeigten demnach, daß die MALPIGHI'schen Gefäße Tyrosinase, aber nicht Chromogen enthalten.

Gehen wir nun zum Darmkanal über. Bei einer Raupe, die aufgehört hat zu fressen und zwecks Reinigung des Darmes bereits den Kot, die festen und halbfesten Bestandteile, aber nicht den flüssigen Inhalt des Darmes ausgestoßen hat, ist der Darm von einer braunen Flüssigkeit aufgebläht. Wenn dann die Raupe zu spinnen anfängt, hat sie zuvor auch diese braune Flüssigkeit aus dem Darm entfernt. Der Darmkanal erscheint dann nach vollständiger Reinigung grünlich, geblich und enthält einen gelblichen Inhalt, der, aus dem angeschnittenen Darm herausgeflossen, sich an der Luft nicht bräunt. Wenn man den von allen anhängenden Teilen (Fettkörper, Tracheen) befreiten, gut gespülten Darm einer spinnenden Raupe ohne Tyrosin verreibt, so bleibt die grünlich-gelbliche Flüssigkeit in ihrer Farbe unverändert. Verreibt man den Darm unter Hinzufügung von etwas Tyrosinpulver, so wird die flüssige Masse schwarz wie Tinte. Dieselbe Erscheinung tritt ein, wenn man den Darm mit etwas Chloroformwasser verreibt, die Flüssigkeit filtriert und dem Filtrat Tyrosinpulver zusetzt. Der Darmkanal enthält daher, wie die MALPIGHI'schen Gefäße, Tyrosinase, aber kein Chromogen.

Es ist demnach verständlich, daß man beim Zerreiben von den MALPIGHI'schen Gefäßen zusammen mit dem Darmkanal keine Farbenveränderung der flüssigen Masse erhält.

Wir gelangen nun zu den Spinndrüsen. Die Spinndrüsen werden vor den Versuchen gut gespült. Man legt sie darauf in ein Tiegelchen mit einigen Tropfen destilliertem Wasser und zerschneidet sie mittels eines feinen Scherchens in einige Stücke, wobei der Inhalt der Schläuche ausfließt. Zuerst wird die Flüssigkeit schwarzbraun, dann

auch die Schläuche und ihr Inhalt und schließlich die ganze Masse. Besser, übersichtlicher ist folgender Versuch. Die der ganzen Länge nach herausgenommenen und gespülten Spinndrüsen werden auf einem Objektträger der Länge nach ausgebreitet und mit einer feinen Schere oder mit einer Nadel in Stücke zerlegt. Der Inhalt der Drüsenschläuche, die Spinnmasse fließt dann teilweise aus und umgibt die Schläuche. Man legt darauf den Objektträger zwischen zwei Petrischalen, von denen die untere mit nassem Fließpapier ausgelegt ist. Sehr bald fängt das Objekt an gelb und dann braun zu werden; schließlich ist es kastanienbraun und oft sehr dunkelbraun (Taf. 8 Fig. 3). Die Schläuche der Spinndrüsen bräunen sich am schnellsten. Aber auch die aus den Drüsen hervorgequollene Seidenmasse färbt sich bald und wird braun. Die Spinndrüsen von *Saturnia pavonia* enthalten demnach sowohl Tyrosinase als auch Chromogen. Läßt man den Objektträger an der Luft liegen, so tritt schnell Antrocknen ein, wobei sich keine oder nur eine geringe Bräunung der Spinndrüsenstücke und der ausgeflossenen Seidenmasse einstellt. Es fehlte die nötige Feuchtigkeit, damit die beiden Farbstoff gebenden Faktoren, Tyrosinase und Chromogen, aufeinander wirkten. Legt man darauf den Objektträger mit den unverfärbten, angetrockneten Spinndrüsenstücken und ihrem Inhalt für 1—3 Tage in verdünnte Chromsäure, so werden jene Objekte schwarzbraun.[1]) Es zeigen sich an den Spinndrüsen demnach bereits diejenigen Verhältnisse, die wir an dem fertigen Kokon wahrnahmen (Taf. 9 Fig. 5).

Nimmt man den ganzen Darmkanal und die Spinndrüsen einer spinnenden Raupe heraus, spült sie und zerreibt sie mit ein wenig Wasser zusammen im Porzellantiegelchen, so verfärbt sich die wässerige Masse und wird schwarz oder bräunlich-schwarz. In diesem Gemisch haben wir die Tyrosinase des Darmkanals, die Tyrosinase der Spinndrüse und das Chromogen der Spinndrüse.

Wir können nun die Ursache der Braunfärbung der gesponnenen Seidenkokons von *Saturnia pavonia* übersehen. Werden die Kokons in trockener Luft gesponnen, in der der Spinnstoff sogleich trocknet, so bleibt der Kokon ungefärbt, weiß. Wird der Kokon in feuchter Atmosphäre gesponnen, so zieht der Spinnstoff Feuchtigkeit an und

---

1) Mitteilungen über das chemische Verhalten des Spinnstoffes der Raupe von *B. mori* finden sich auch bei Raph. Dubois, in: Travaux du Laborat. d'Etudes de la soie (Lyon), Vol. 5, No. 2, 1889—1890, 1891 und Annal. Soc. Linn. Lyon, Ann. 1899, Vol. 46, p. 127—129.

die Tyrosinase kann auf das Chromogen einwirken. Der Kokon wird daher braun. Da die Raupe nach dem Spinnen des Kokons auf diesen den Inhalt des Darms und der Malpighischen Gefäße ergießt, so muß dieser Erguß nochmals Tyrosinase, die dieses Mal aus dem Darm und den Malpighi'schen Gefäßen stammt, auf das Gespinst des Kokons bringen. Ich glaubte früher, daß die farbengebenden Elemente (Enzym und Chromogen) nur aus dem Munde (Spinndrüse) der Raupe hervorkommen. Die obige Untersuchung der einzelnen Organe widerlegt diese Ansicht. Das Organ, das hauptsächlich die beiden Farben gebenden Elemente, Tyrosinase und Chromogen, enthält und hauptsächlich als Farbstoff liefernder Faktor bei *Saturnia pavonia* in Frage kommt, sind aber die Spinndrüsen. Damit in Übereinstimmung ist bei dieser Art dieses Organ stark entwickelt. Schneidet man eine Raupe von *Saturnia pavonia* auf, so fallen die Spinndrüsen sofort als mächtig entwickelte Stränge in die Augen. Die Malpighischen Gefäße verschwinden dagegen ganz in den Geweben, aus denen man sie mühsam heraussuchen muß. Wie wir weiter unten sehen werden, findet bei *Lasiocampa quercus* das umgekehrte Verhältnis statt und wieder in Übereinstimmung damit sind es die Malpighi'schen Gefäße, die hier bei der Farbstofflieferung hauptsächlich in Frage kommen.

Besondere Aufmerksamkeit wurde in diesen neuen (1918) Untersuchungen der Frage geschenkt, ob die hellere oder dunklere Umgebung auf die helle oder dunkle Färbung der Kokons von Einfluß ist.

Das Frühjahr und der Sommer 1918 waren in Metz, wo diese erneuten Versuche angestellt wurden, äußerst trocken. Wenn man daher die Raupen von *Saturnia pavonia* in ein Kästchen tat, so spannen sie einen vollkommen weißen Kokon, gleichgültig ob das Kästchen draußen oder im Zimmer vor dem Fenster stand. Trotzdem wurden Versuche mit schwarzen und weißen Kästchen angestellt. Die Kästchen wurden mit starkem weißem Schreibpapier oder mit schwarzem Papier (mit dem die photographischen Platten eingewickelt sind) ausgelegt. Ihre Maße waren: Höhe 10—12 cm, Breite 11—13 cm, Länge 18—25 cm. Anfangs wurden die Kästchen mit 2 Glasscheiben verschlossen, die sich in der Mitte nicht berührten, sondern einen Spalt für den Eintritt von Luft und Feuchtigkeit ließen. Die Kästchen wurden am Fenster schräg aufgestellt, im Innern des Zimmers oder draußen vor dem Fenster. Das Fenster lag nach NO. In den weißen sowie in den schwarzen (Taf. 9 Fig. 6) Kästchen spannen die Raupen, die sehr kräftig waren, große Kokons von ganz weißer Farbe. Es waren 5 Raupen in schwarze und 6 Raupen in weiße

Kästchen gesetzt. Sie spannen ebensoviele, d. h. 11 weiße Kokons. Diese Versuche wurden mit demselben Resultat mit einer größeren Anzahl von spinnenden Raupen fortgesetzt, wobei die Kästchen nicht mit einer Glasscheibe, sondern mit weißer oder schwarzer Gaze überspannt waren. Außerdem war ein länglicher Kasten in 6 Abteilungen geteilt, von denen 3 mit schwarzem und 3 mit weißem Papier ausgekleidet und die mit schwarzer bzw. weißer Gaze überspannt waren. Der Kasten stand Tag und Nacht draußen vor dem Fenster. Die Abteilungen waren mit spinnenden Raupen besetzt, die wie vorher auch hier sämtlich weiße Kokons gaben. Im folgenden Jahre (1919) wiederholte ich derartige Versuche an einem anderen Orte (Geisenheim im Rheingau) und erzielte dabei die gleichen Resultate. Weite, nicht tiefe Blumentöpfe wurden wie oben mit weißem Schreibpapier bzw. mit schwarzem Papier ausgekleidet und mit weißer bzw. schwarzer Gaze überbunden. Zwei Töpfe standen draußen vor dem Fenster, zwei im Zimmer vor dem Fenster. Die im Zimmer stehenden Töpfe gaben ganz weiße Kokons, sowohl der weiße wie auch der schwarze Topf. Die vor dem Fenster stehenden Töpfe, der weiße sowohl wie der schwarze, gaben beide weiße Kokons mit ganz leichtem bräunlichen Anflug. Das Wetter war feucht, aber Regen fiel nicht auf die Töpfe. Ein Einfluß des weißen bzw. schwarzen Papiers auf die Farbe des Kokons konnte auch in diesem Jahre und an diesem Orte nicht beobachtet werden.

Im Jahre 1903, am Anfange meiner Beobachtungen über die Entstehung der braunen Farbe von Schmetterlingkokons, hatte ich (4) eine spinnende Raupe von *Saturnia pyri*, die mir allein zu Gebote stand, in eine weiße Kartonschachtel gesetzt und im Zimmer in die Nachmittagssonne gestellt. Ich erhielt damals einen ganz hellbraunen Kokon und glaubte, daß, da er von zum Vergleich herangezogenen, dunkeln Sammlungskokons der Art in der Farbe sehr abwich, die weiße Beleuchtung die Ursache der hellen Farbe des Kokons war. Hätte ich aber damals neben dem weißen Kasten einen schwarzen mit einer anderen spinnenden Raupe aufgestellt, so wäre dieser ebenso hell ausgefallen wie der im weißen Kasten entstandene Kokon. Ich kannte damals noch nicht den Einfluß der trockenen Luft bzw der Feuchtigkeit auf die Farbe der Kokons. Diesen Einfluß fand ich (6) erst im Jahre 1905 durch einen Zufall. Als nämlich in meinem Arbeitszimmer infolge von Frost die Wasserleitung geplatzt war, wurden die Schachteln mit meinen Kokons unter Wasser gesetzt. Zu meiner Überraschung fand ich dann, daß die vorher weißen oder hellen

Kokons infolge des Wasserbades braun und dunkel geworden waren. Federley (17) hat dann später (1910) gleichfalls den Einfluß der Feuchtigkeit erkannt.

An die obigen Versuche mit Kästchen im Jahre 1918 schloß ich in demselben Jahre (1918) Versuche anderer Art. Eine Krystallisierschale (Taf. 7 Fig. 2) wurde mit weißer Holzwolle, die vorher gut angefeuchtet war, lose gefüllt. Der Boden und teilweise die Seiten der Krystallisierschale wurden mit Fließpapier umhüllt, die Krystallisierschale mit einer runden Glasscheibe zugedeckt und über das Ganze ein Schleier aus weißer Gaze gebreitet. In die Krystallisierschale, die im Zimmer auf dem Fenster stand, kamen drei spinnende Raupen. Alle drei Raupen gaben dunkelbraune Kokons (Taf. 7 Fig. 2). Der Gegenversuch geschah in folgender Weise. Eine Krystallisierschale (Taf. 7 Fig. 1) wurde mit tief schwarz gefärbter, vollkommen trockener Holzwolle lose gefüllt. Der Boden und die Seiten der Krystallisierschale wurden mit schwarzem Zeug umhüllt, die Krystallisierschale wurde mit einer runden Glasscheibe zugedeckt und über das Ganze ein Schleier aus schwarzer Gaze gebreitet. In die Krystallisierschale, die im Zimmer auf dem Fenster stand, kamen drei spinnende Raupen. Alle drei Raupen gaben einen schneeweißen Kokon (Taf. 7 Fig. 1). Da verschiedene Autoren der Ansicht sind, daß grünes Laub braune Kokons hervorrufe, so kam noch ein dritter Versuch zur Ausführung. Die Raupen von *Saturnia pavonia*, die zu allen diesen Versuchen benutzt wurden, waren auf Heidekraut gesammelt. Da mir dieses nicht zur Verfügung stand, nahm ich das ähnlich aussehende Laub von Tamarisken. Dieses wurde auf dem Ofen vollkommen getrocknet, wobei es seine grüne Farbe beibehielt. Eine Krystallisierschale wurde mit diesem feinen, getrockneten Laub lose gefüllt und zwei spinnende Raupen in sie gesetzt. Die Schale wurde dann auf breite Blätter des Gartenfingerhuts gestellt, die auf einer Glasplatte ausgebreitet lagen. Diese Blätter behielten die grüne Farbe, auch wenn sie trocken waren, und zeichneten sich durch geringe Dicke aus. Die Seiten der Krystallisierschale wurden mit denselben Blättern umhüllt. Auf die runde Glasscheibe, die die Krystallisierschale zudeckte, legte man Bohnenblätter. Das Ganze wurde in das nicht zu starke Sonnenlicht gestellt. Die beiden Raupen gaben weiße Kokons, wie es die Trockenheit der Umgebung verlangte (Taf. 8 Fig. 1).

Ähnliche Versuche wie die obigen wurden ferner mit derselben Absicht und denselben Resultaten angestellt. Wurden die Raupen in einer großen Krystallisierschale untergebracht, die mit viel Futter

(Weide oder Weißdorn) und ein wenig Holzwolle gefüllt war, so spannen die Raupen infolge der durch die vielen Pflanzenteile hervorgerufenen feuchten Atmosphäre in der Holzwolle Kokons, die sogleich, auch ohne Darmausscheidung, mehr oder minder braun waren. Wurde die spinnende Raupe in ein kleines Wasserglas gesetzt und auf dieses ein Deckel gelegt, so entstand ein vollkommen weißer Kokon. In eine kleine Glasdose mit Glasdeckel wurde etwas sehr feuchtes Fließpapier gelegt und eine spinnende Raupe eingesetzt. Der Boden und die Seiten wurden in weißes Fließpapier gehüllt. Darauf wurde die Dose auf das Fenster gestellt und mit einem Schleier aus weißer Gaze bedeckt. Es dauerte lange, bis sich die Raupe entschloß [1]), in der ungewöhnlich feuchten Atmosphäre zu spinnen und sie spann auch später nur einen losen Kokon. Die Fäden dieses Kokons waren wegen der Feuchtigkeit der Atmosphäre sogleich sehr kräftig braun. Eine zweite, ebensolche Glasdose mit Glasdeckel wurde mit trockenem Fließpapier angefüllt und außen zum Teil mit Fließpapier umgeben. Sie stand neben der ersten Glasdose auf dem Fenster. Der Kokon war weiß.

Alle hier aufgeführten Versuche zeigten übereinstimmend, daß, ohne Rücksicht auf die weiße, schwarze oder grüne Farbe der Umgebung, bei Trockenheit weiße, bei Feuchtigkeit braune Kokons entstanden.

Die unter verschiedenen Verhältnissen entstandenen, weißen oder braunen Kokons wurden mikroskopisch untersucht, um an der Hand der Gegenwart oder Abwesenheit von Krystallen (Taf. 8 Fig. 6) der Malpighi'schen Gefäße zu entscheiden, ob die Raupen den gesponnenen Kokon mit der Darmausscheidung angefeuchtet hatten oder ob eine solche Anfeuchtung unterblieben war.

Auf die weißen Kokons (Taf. 9 Fig. 6), deren Farbe ihre Entstehung einer trockenen Atmosphäre verdankt, hatte die Raupe ebenso wie auf die braunen den Darmsaft entleert. Oft sah man auf dem Kokon weiße Flecken oder Streifen von kreidigem Aussehen. Hier hatte sich die ausgestoßene Krystallmasse der Malpighi'schen Gefäße gehäuft. An anderen Stellen, wo sich Krystalle gehäuft hatten, war das Aussehen nicht kreidig, sondern nur intensiver weiß als das Kokongewebe. Solche Stellen waren bei dickwandigen weißen

---

1) Über das Ausbleiben des Spinnens in sehr feuchter Umgebung vgl. J. Dewitz, Über künstliche Aufhebung des Spinnens der Arthropoden, in: Zool. Anz., Vol. 50, 1918, p. 27—30.

Kokons über den ganzen Kokon verteilt und erschienen als weiße Punkte oder kleine Flecken. Man konnte sie mittels der Lupe erkennen. Bei solchen dickwandigen weißen Kokons lagen auch einzelne oder zu wenigen Exemplaren vereinte Krystalle auf den Fäden verstreut. Bei den dünnwandigen weißen Kokons war dieses weniger der Fall. Im ganzen waren die Krystalle auf dem Gewebe der weißen Kokons ebenso ergossen wie bei den braunen Kokons. Bei den braunen Kokons, deren Farbe ihre Entstehung einer feuchten Atmosphäre verdankt, liegen die Verhältnisse ebenso wie bei den weißen. Die dünnwandigen braunen Kokons besitzen meist keine Krystalle, während solche bei dickwandigen meist gehäuft zu beobachten sind. In einer feuchten Atmosphäre spinnt die Raupe gewöhnlich einen festen Kokon und scheidet auch gewöhnlich eine ausgiebige Menge Flüssigkeit aus dem Darm aus.[1])

2. Der Kokon der Lasiocampiden (*Lasiocampa quercus* und *Eriogaster lanestris*).

Über die Entstehung des Kokons und der Kokonfarbe bei *Lasiocampa quercus* habe ich (11) schon in: Zool. Anz., Vol. 40, 1912 Angaben gemacht, für *Eriogaster lanestris* in meinen übrigen Mitteilungen. Bei der jetzigen Untersuchung habe ich mich hauptsächlich mit *L. quercus*, wenig mit *E. lanestris* beschäftigt.

a) *Lasiocampa quercus.*

Ende Mai sind die Raupen von *L. quercus* erwachsen und zur Verwandlung reif. Nachdem sie ebenso wie andere sich verwandelnde Raupenarten aus ihrem Darm Futterreste, Kot und schließlich eine braune Flüssigkeit ausgestoßen haben, beginnen sie sich zu verspinnen. Man kann ihnen dazu in den Kasten ein Bündelchen von trockenem, feinem Strauch legen, in dem sie ihren Kokon festspinnen. Sie tun letzteres nur selten in dem frischen, ihnen als Futter gereichten Laub; öfters aber in den Ecken des Kastens. Am Morgen, niemals später, findet man in dem Strauchbündelchen oder in den Ecken des Kastens Seidenkokons festgesponnen. Ein solcher Kokon (Taf. 7 Fig. 4) ist von grauer Farbe und ziemlich dicht, wird aber von

1) Die Krystalle und sonstigen Körperchen, die Raphael Dubois (14) von den grünen Kokons von *S. yama-maï* beschreibt, fallen ohne Zweifel in dieselbe Kategorie, wie die obigen Krystalle und stammen aus den Malpighi'schen Gefäßen.

der Raupe im Laufe des Vormittags durch Spinnen von innen her noch mehr gedichtet. Neben den fertigen Seidenkokons findet man am Morgen auch weitmaschige Netze, in denen die Raupe liegt, die aber erst am nächsten Tage zu Seidenkokons werden. Ein weiterer Vorgang, der der Verwandlung voraufgeht, besteht darin, daß sich die Raupe eines Teils ihrer Haare entledigt. Hängt man einen Seidenkokon mit der in ihm befindlichen Raupe in einem Kasten an einem Faden auf, indem man diesen mit der Nähnadel durch ein Ende des Kokons zieht, und legt man ein Stück Papier unter die Raupe, so sieht man, meist in den Nachmittagsstunden, daß eine Menge braungelber Haare an dem Seidenkokon hängt, andere aus der Wand des Seidenkokons hervorstehen wie die Borsten auf einer Bürste oder in dem Kokongewebe liegen. Andere Haare sind schließlich herabgefallen und liegen in Menge unter dem aufgehängten Kokon auf dem Papier. Die Raupe entledigt sich derjenigen Haare, die ihrem Rücken dicht, platt anliegen und ihr eine braune Farbe mit Silberglanz verleihen. Eine aus dem fertigen, inkrustierten Kokon (Tönnchen) herausgenommene Raupe hat auf dem Rücken diese braune Behaarung nicht mehr und erscheint schwarz.

Am Nachmittag, bisweilen auch schon am Vormittag, beginnt die Raupe, den Seidenkokon zu inkrustieren. Es erscheint in der Wandung des Kokons ein größerer gelber Fleck und hinter diesem sieht man durch die Wandung des Kokons hindurch, wie sich die Kiefer bewegen. Schneidet man mit einer feinen Schere die Kokonwand auf, so bemerkt man, daß die Raupe fortfährt, die Kiefer zu öffnen und zu schließen und daß eine kremefarbige Flüssigkeit das Maul erfüllt. In dem Maße, als nun hinter der Kokonwand die sich öffnenden und schließenden Kiefer weiterschreiten, dehnt sich der hellgelbe Fleck auf dem Kokon aus. Die gelbliche Flüssigkeit, mit der die Wand des Seidenkokons durchtränkt wird, trocknet schnell und wird hart, so daß ein Tönnchen entsteht, in dem die spätere Puppe liegt. Man muß annehmen, daß nach der Inkrustierung des Seidenkokons die Raupe das nun entstandene Tönnchen auf der Innenseite mit Seidenfäden auskleidet. Denn schneidet man das fertige Tönnchen auf, so bemerkt man, daß es auf der Innenseite von einer Schicht weißer Seidenfäden ausgekleidet ist, die vollkommen rein, ohne inkrustierende Masse sind. Diese Schicht reiner Seide läßt sich von der inkrustierten Außenschicht des Tönnchens abziehen. Die Raupe hat demnach nach Durchtränkung des Seidenkokons und, nachdem dieser fest geworden war, das entstandene

Tönnchen auf dessen Innenseite mit einer Schicht reiner, weißer Seide ausgekleidet. Im Zusammenhang hiermit muß man bemerken, daß, wenn man eine Raupe aus einem inkrustierten Seidenkokon herausnimmt, sie einen neuen Seidenkokon spinnt, der aber rein weiß ist und bleibt. Dieses ist offenbar diejenige Seide, mit der die Raupe den inkrustierten Seidenkokon von innen her auskleidet. In beiden Fällen hat die Raupe die zur Inkrustierung dienende gelbe Flüssigkeit aufgebraucht und ebenso den Teil von Seide, der grau ist. Es bleibt ihr nur noch ungefärbte, silberweiße Seide übrig.

Es entsteht nun die Frage, woher die gelbliche Flüssigkeit stammt, die man im Maul der Raupe sieht und mit der diese den Seidenkokon durchtränkt. Nimmt man eine Raupe, die den Seidenkokon inkrustiert hat oder die damit beschäftigt ist, den Seidenkokon zu inkrustieren, aus dem Kokon, so bemerkt man (Taf. 8 Fig. 5), daß die Inkrustierungsmasse d. h. die erhärtete gelbliche Flüssigkeit, an dem Munde, den Kiefern und dem vorderen Kopfteil und andrerseits um den After herum und an der Afteröffnung haftet. Oft bildet sich in der Afteröffnung einen Pfropf. Bei Drücken des hinteren Körperendes einer Raupe, die im Begriff ist, den Kokon zu durchtränken, quillt ferner aus dem After ein größerer oder kleinerer Tropfen der gelben Flüssigkeit hervor, die mit Krystallen (Taf. 7 Fig. 5) der Malpighi'schen Gefäße erfüllt ist und schließlich zu einer kalkartigen Masse trocknet. In einer feuchten Atmosphäre, in der die chemischen Prozesse sich abzuspielen vermögen, wird der erhärtende Tropfen braun oder schwarzbraun; in einer trocknen Atmosphäre bleibt er cremefarben, hellgrau oder hellbraun. Man kann daher annehmen, daß die gelbliche Flüssigkeit aus dem After der Raupe ausgestoßen wird und daß diese sie mit dem Mund aufnimmt und mit ihr die Wand des Seidenkokons imprägniert. Auch die Lage der Raupe im Kokon widerspricht nicht dieser Annahme. Denn die Raupe ist in der Mitte des Körpers zusammengebogen, so daß der After in der Höhe des Kopfes zu liegen kommt. Der Vorgang der Aufnahme der Flüssigkeit mit dem Munde entzieht sich der direkten Beobachtung. Denn, wenn man ein kleines Loch in den Seidenkokon schneidet, so schließt die Raupe ein solches sogleich mit neuem Gespinst. Man könnte weiter annehmen, daß die im Darmkanal enthaltene gelbliche Flüssigkeit in dem Darmkanal nach oben, in den Mund gelangt, wenn schon das gleichzeitige Haften der erhärteten Flüssigkeit um den Mund und den After dagegen sprechen würde. Man kann eine solche Ansicht aber auch durch den direkten Versuch widerlegen. Dazu unter-

bindet man einer Raupe, die man aus dem noch nicht inkrustierten Seidenkokon herausgenommen hat, mit einem Faden den After und läßt sie einen neuen Kokon anfertigen. Dieser zweite Kokon ist, wie oben gesagt, nicht grau wie der erste Kokon sondern von weißer Farbe. Infolge der Unterbindung des Afters wird aber der neue Kokon nicht mit Flüssigkeit durchtränkt, sondern bleibt wie er ist. Unterbindet man einer aus dem ursprünglichen Kokon herausgenommenen Raupe den After nicht, so spinnt sie wiederum einen zweiten, weißen Kokon, inkrustiert diesen aber ebenso, wie sie den ersten, grauen Kokon inkrustiert haben würde.

Es kann daher kein Zweifel darüber bestehen, daß die Raupe im Kokon die gelbliche Flüssigkeit aus dem After hervorquellen läßt und daß der Mund, der in der Nähe des Afters liegt, die Flüssigkeit aufnimmt und sie auf die Wand des Kokons bringt.

Betrachtet man die aus dem After hervorkommende gelbliche Flüssigkeit unter dem Mikroskop (Taf. 7 Fig. 5), so sieht man, daß sie aus einer weißen, milchigen Flüssigkeit (Emulsion) mit feinen, in Bewegung befindlichen Körnchen und unzähligen aus den Malpighi'schen Gefäßen stammenden Krystallen zusammengesetzt ist. Diese Krystalle findet man wieder in der Schale (Taf. 7 Fig. 3, Taf. 8 Fig. 2[1])) des inkrustierten Seidenkokons. Wenn man ein recht dünnes Stückchen dieser Schale in einem Tropfen Glycerin unter dem Mikroskop betrachtet, so sieht man, wie die Kokonschale aus Krystallen der Malpighi'schen Gefäße wie aus kleinen Steinchen zusammengesetzt ist.

Daß der Inhalt der Malpighi'schen Gefäße zur Herstellung der gelblichen Flüssigkeit verwandt wird, ersieht man auch daraus, daß diese Gefäße bei einer Raupe, die den Kokon noch nicht inkrustiert hat, voll (Taf. 8 Fig. 4); bei einer solchen aber, die man nach vollständiger Inkrustierung des Kokons herausnimmt, dünn und zum größten Teil leer sind.

Auch ein mikroskopischer Vergleich des Inhalts der Malpighi'schen Gefäße mit der gelblichen Flüssigkeit zeigt, daß beide identisch sind.

Trocknet die Flüssigkeit, so wird sie hart und erscheint kreidig. Sie ist nicht bei allen Raupen hellgelblich, sondern es kommen auch Raupen vor, bei denen sie dunkler oder auch hellgrau ist. Sie ist ziemlich bindig, ohne ausgesprochen breiartig zu sein.

Man kann die aus dem After austretende Flüssigkeit in folgender Weise gewinnen. Man legt den frisch gesponnenen Seidenkokon

1) Taf. 8 Fig. 2 stellt eine Stelle dar, an der die Raupe im Begriff war, den Kokon zu inkrustieren. Links bereits inkrustiertes Gespinst, rechts noch reines Gespinst.

nachmittags auf eine zusammengefaltete Zeitung und steckt ihn mit dünnen Insectennadeln fest. Man legt die Zeitung in die Sonne, wo die Raupe lebendig wird und anfängt, den Seidenkokon zu inkrustieren. Man läßt sie einige Zeit bei diesem Geschäft, schneidet dann den Kokon auf, nimmt die Raupe heraus und drückt sie mäßig, gegen den After fortschreitend, nachdem man zuerst die bereits herausgetretene erhärtete Flüssigkeit, die gewöhnlich den After und die Afterklappe verklebt, weggenommen hat. Es kommt dann ein größerer oder kleinerer Tropfen aus dem After hervor, bisweilen quillt eine größere Menge heraus. Man nähert dem hervorgekommenen Tropfen einen Objektträger, auf den er dann übergeht. Drückt man schließlich die Raupe stark, so kann nach der eigentlichen gelben Flüssigkeit noch eine wenig milchige, wässrige Flüssigkeit nachfolgen, die sich ebenso wie die erste Flüssigkeit an der Luft bräunt.

Über die Ursache der Bräunung der aus dem After ausgestoßenen, meist hellgelben Flüssigkeit läßt sich folgendes ausführen. Dabei muß ich sagen, daß ich die im Jahre 1918 in Metz angestellten Untersuchungen im Jahre 1919 nochmals geprüft habe und daß ich die in meiner vorläufigen Mitteilung (in: Naturw. Wochenschr. [N. F.] Vol. 17, 1918, p. 685—688) gemachten Angaben in einigen Punkten verbessern muß.

Da die aus dem After ausgestoßene Flüssigkeit zunächst aus den Malpighi'schen Gefäßen stammt und da sie dann den Darm passiert, wo sie Beimengungen erhalten kann, so können die Körper, die die Bräunung der cremefarbigen Flüssigkeit veranlassen, sich bereits in den Malpighi'schen Gefäßen befinden, oder sie können erst im Darm zugefügt werden oder drittens sie stammen aus beiden Organen. Man untersucht daher hierauf hin zunächst die Malpighi'schen Gefäße. Man schneidet eine Raupe, die den Seidenkokon gesponnen hat oder im Begriff ist zu spinnen, der Länge nach auf, trennt einige von den Gefäßen ab und spült sie gut in Wasser. Ich hatte in meiner vorläufigen Mitteilung in: Naturw. Wochenschr. gesagt, daß die Malpighi'schen Gefäße, allein oder mit Tyrosin verrieben, keine Verfärbung gaben.

Diese Angabe bedarf einer Verbesserung bzw. Einschränkung, wie erneute Versuche im Sommer 1919 zeigten. Entnimmt man einer erwachsenen Raupe vor dem Spinnen, wenn sie noch frißt, die Malpighi'schen Gefäße, spült sie sorgfältig und verreibt sie mit ein wenig Wasser, so bleibt die Masse goldgelb und auch ein Zusatz von Tyrosin ändert hieran nichts. Spinnt aber eine Raupe be-

reits oder hat sie sogar begonnen, den Inhalt aus den Malpighi'schen Gefäßen in den Darm zu ergießen, um den Seidenkokon zu inkrustieren, so daß auf einen Schnitt in den Darm aus diesem die cremefarbene Flüssigkeit ausfließt, so ändern sich die Verhältnisse. Denn wenn man jetzt einer solchen Raupe die Malpighi'schen Gefäße entnimmt, sie spült und in einem Porzellantiegelchen zerstückelt, so daß der Inhalt herausfließt, oder wenn man die Malpighi'schen Gefäße im Tiegelchen verreibt, so wird die Masse ohne Tyrosinzusatz schwarz oder schwarzbraun. Es ist demnach in den Malpighi'schen Gefäßen der spinnenden Raupe sowohl Tyrosinase als auch Chromogen vorhanden. Von den leeren Gefäßen wird die verriebene Masse weniger intensiv schwarz, mehr dunkelbraun. Solche leere Gefäße erhält man von Raupen, die bereits den Seidenkokon inkrustiert und die cremefarbene Flüssigkeit aufgebraucht haben oder wenn man aus den isolierten Gefäßen den Inhalt ausfließen läßt. Wenn sich der Inhalt der Malpighi'schen Gefäße bereits im Darm befindet, man diesen aufschneidet und die gelbliche Flüssigkeit ausfließen läßt, so wird diese schwarz oder schwarzbraun ebenso wie die aus dem After auf Druck auf die Raupe herauskommende Flüssigkeit, welche die Raupe zur Inkrustierung des Seidenkokons in den Mund nimmt.

Da der Inhalt der Malpighi'schen Gefäße in den Darm gelangt und von hier durch den After nach außen, so müssen wir jetzt den Darm auf die Pigment gebenden beiden Elemente untersuchen. In meiner vorläufigen Mitteilung (in: Nat. Wochenschr. [N. F.], Vol. 17, 1918) war gesagt, daß sich der in etwas Wasser auf dem Objektträger zerzupfte Darm auch ohne Zusatz von Tyrosin schwärzt. Dieses ist aber nur dann richtig, wenn die Raupe bereits begonnen hat, in den Darm den Inhalt der Malpighi'schen Gefäße zu entleeren, der, wie eben gezeigt, sich ohne Zusatz von Tyrosin schwärzt. Die Gewebe des Darms für sich geben aber keine Schwarzfärbung. Wenn die Raupe aufgehört hat zu fressen, alles aus dem Darm ausgestoßen und diesen gereinigt hat, hat der Darm einen orangefarbenen Inhalt. Wenn man nun den Darm einer spinnenden Raupe von allen anhängenden Geweben befreit, gut gespült und ihn dann mit einigen Tropfen Wasser im Porzellantiegelchen verrieben hat, so verfärbt sich die verriebene Masse nicht. Sobald man zu ihr aber Tyrosinpulver hinzugesetzt hat, wird sie sehr bald schwarz. Dieses zeigt, daß der Darm, vor dem Erguß des Inhalts der Mal-

PIGHI'schen Gefäße in ihn, zwar Tyrosinase, aber kein Chromogen besitzt. Dasselbe Ergebnis erhielt man für *Saturnia pavonia*.

Die aus dem After hervortretende cremefarbige Flüssigkeit, mit der die Raupe den Seidenkokon inkrustiert, erhielt demnach die beiden farbstoffbildenden Elemente (Tyrosinase und Chromogen) bereits in den MALPIGHI'schen Gefäßen. Im Darm kommt dann noch Tyrosinase hinzu.

Die cremefarbige Inkrustierungsflüssigkeit zeigt die Eigenschaften, die einer mit Tyrosinase und Chromogen versehenen Flüssigkeit zukommen. Um sich zu bräunen, braucht sie Sauerstoff der Luft. Dieses ersieht man sogleich aus folgender Beobachtung. Nimmt man den aus dem After auf Druck hervorkommenden Tropfen gelblicher Flüssigkeit mit dem Objektträger durch Annäherung des letzteren auf, so bräunt sich der Tropfen und wird hart. Aber nur auf der freien Oberfläche tritt die Bräunung ein. Kehrt man den Objektträger um, so sieht man, daß da, wo der erhärtete Tropfen dem Objektträger aufliegt, er ungefärbt geblieben ist, weil hier die Luft keinen Zutritt hatte. Meist hat der erhärtete gebräunte Tropfen auch einen dunkeln Rand, besonders wenn er sich auf einem Stückchen Fließpapier befindet. Man kann die Notwendigkeit des Sauerstoffs für die Bräunung der gelben Flüssigkeit auch durch folgenden Versuch zeigen. Man entwickelt aus doppeltkohlensaurem Natrium und Salzsäure Kohlensäure, leitet sie in eine Waschflasche und von hier in ein kleines Pulvergläschen. In diesem befindet sich ein Stückchen durchnäßtes Fließpapier. Man legt in das Pulverglas mit der Pinzette ein Stück Objektträger, auf dem sich ein Tröpfchen der gelblichen Flüssigkeit befindet, leitet durch das Glas mehrere Male Kohlensäure und wiederholt dieses von Zeit zu Zeit. Unter diesen Verhältnissen bleibt das Tröpfchen gelbe Flüssigkeit stundenlang unverfärbt, cremefarben. Dann nimmt man das Glasstück mit dem Tröpfchen heraus, läßt es trocknen und legt es in eine kleine verschließbare Glasdose, auf deren Boden sich durchnäßtes Fließpapier befindet. Obgleich das Tröpfchen angetrocknet und fest ist, zieht es Feuchtigkeit an, und wird schwarz. Es ist dann ebenso schwarz wie ein Kokon (Taf. 9 Fig. 2), der in einem mit Feuchtigkeit gesättigten Raum von der Raupe inkrustiert worden ist oder wie ein heller inkrustierter Kokon, den man von Zeit zu Zeit mit Wasser benetzt hat. Wie sehr die Feuchtigkeit zur Braun- oder Schwarzfärbung der aus dem After ausgestoßenen, erhärtenden Flüssigkeit beiträgt, ersieht man auch hieraus. Bringt man einen durch Druck

aus dem After hervorgekommenen Tropfen auf einen geneigten Objektträger, auf dem er herabläuft, so wird die in dünner Schicht befindliche Flüssigkeit sehr schnell trocken und findet keine Zeit, sich an der Luft zu bräunen. Diesen Objektträger schneidet man mit dem Diamanten in Stücke und legt letztere in eine Glasdose mit feuchtem Fließpapier. Nach einiger Zeit ist dann die auf den Glasstücken angetrocknete Flüssigkeit tief braun geworden. Säure hindert bekanntlich die Wirkung der Tyrosinase. Sie unterdrückt auch die Bräunung der gelblichen Flüssigkeit. Man kann dieses u. a. in der Weise feststellen, daß man ein Stückchen Fließpapier mit verdünnter Salzsäure anfeuchtet und auf dieses ein aus dem After hervorgekommenes Tröpfchen bringt. Die Bräunung bleibt dann aus. Dasselbe geschieht, wenn man in einer Vertiefung einer Porzellanplatte die gelbliche Flüssigkeit mit etwas verdünnter Salzsäure mischt. Mit Rücksicht auf die Frage, ob helle oder dunkle Umgebung auf die helle oder dunkle Färbung der inkrustierten Kokons von Einfluß ist, war es von Interesse festzustellen, ob die Umgebung anf die stärkere oder schwächere Bräunung der aus dem After entleerten cremefarbigen Flüssigkeit wirkt. Bringt man etwas von dieser auf ein Stückchen feuchtes Fließpapier, so bleiben die festen Bestandteile (Krystalle) der gelben Flüssigkeit beisammen, während sich die flüssigen Bestandteile in der umgebenden Zone ausbreiten. Es wurden nun solche Fließpapierstückchen auf den Boden eines becherartig gefalteten Stückes Fließpapier gelegt und mit einem anderen Stück Fließpapier teilweise bedeckt. Andererseits wurde schwarzes Papier ebenfalls zu einem Becher geformt und mit einem Stück von der gleichen Papiersorte so bedeckt, daß noch Licht hineingelangte. In der Verfärbung der Flecken auf dem feuchten Stückchen Fließpapier zeigte sich kein Unterschied.[1])

Wenn nun die Raupe den vorher gesponnenen zarten Seidenkokon mittels des Mundes mit der aus dem After entleerten cremefarbigen Flüssigkeit durchtränkt, so dient das Seidengewebe als

---

1) Die erhärtete gelbliche Flüssigkeit, die aus dem After der Raupe entleert wird, entwickelt mit verdünntem H_2O_2 in starkem Maße Sauerstoffgas In: Arch. Entw.-Mech., Vol. 31, 1911, p. 633 hatte ich gesagt, daß die erhärtete Masse von *E. lanestris*, bei der dieselben Vorgänge wie bei *L. quercus* stattfinden, mit H_2O_2 kein Gas entwickelt. Dieses lag wohl daran, daß die Masse, die mir damals zur Verfügung stand, schon sehr alt war. Im Jahre 1918 mit frischer Masse von *E. lanestris* ausgeführte Versuche gaben wie bei *L. quercus* starke Gasentwicklung.

Substrat, als Einschlag für die Imprägnierung, durch die in und auf dem Gewebe eine Kruste erzeugt wird. Die cremefarbige Flüssigkeit, die durch Hartwerden die Kruste hervorruft, besitzt bereits die für die melanotische Färbung der Kruste nötigen Elemente, Thyrosinase und Chromogen, denn sie hat diese aus den Malpighi'schen Gefäßen (Tyrosinase und Chromogen) und aus dem Darm (Tyrosinase) empfangen. Früher, als ich die verschiedenen für die Pigmentbildung in Frage kommenden Organe noch nicht untersucht hatte, dachte ich, daß die Raupe der Lasiocampiden (damals handelte es sich um *Eriogaster lanestris*) beim Kauen der aus dem After entleerten cremefarbigen Flüssigkeit die für die Pigmentbildung nötigen Elemente erst aus dem Munde ausscheidet. Undenkbar ist es nicht, daß im Munde noch etwas an Tyrosinase und Chromogen hinzukommt, nötig ist es aber nicht für die Pigmentbildung (da beide bereits vorhanden sind) und vor allem ist es kaum möglich, solches durch den Versuch zu entscheiden.

Da also die aus dem After entleerte cremefarbige Flüssigkeit bzw. die aus ihr hervorgegangene Kruste die Farbe des Kokons bestimmt, so kommt der Inhalt der Spinndrüsen für die Farbe bei den Lasiocampiden (*L. quercus* und *E. lanestris*) nicht in Betracht. Im Gegensatz zu *Saturnia pavonia* tritt bei *Lasiocampa quercus* das Kokongewebe ganz zurück, ist in der Kruste ganz versteckt. Dementsprechend ist hier auch das Organ, welches das Kokongewebe erzeugt, die Spinndrüsen, sehr wenig entwickelt im Gegensatz zu den Spinndrüsen bei *S. pavonia*, bei der sie zwei mächtige Stränge bilden. Und dementsprechend geben bei der Untersuchung die Spinndrüsen im Gegensatz zu denen von *S. pavonia* auch sehr wenig melanotisches Pigment. Die Spinndrüsen von Raupen, die anfingen, ein loses Gespinst anzufertigen, wurden gespült und dann im Tiegelchen mit einigen Tropfen Wasser mit einer feinen Schere zerstückelt. Nur die Fetzen der Schläuche wurden schwarz, die Flüssigkeit schwärzte sich kaum oder gar nicht. Dasselbe Resultat erhielt man, als man Spinndrüsen von ebensolchen Raupen auf dem Objektträger fein zerstückelt, so daß der Inhalt herausfloß, und den Objektträger in eine feuchte Kammer legte. Daß aber dennoch in das Gespinst des Kokons Tyrosinase und Chromogen aus den Spinndrüsen gelangt, geht daraus hervor, daß, wenn man das Gespinst in etwas Wasser legt, dieses ganz schwarz wird und auch das Wasser sich schwärzt.

Ebenso wie bei *Saturnia pavonia* wurde bei *Lasiocampa quercus*

untersucht, ob helle oder dunkle Umgebung auf die Entstehung von hellen oder dunkeln Kokons von Einfluß ist.

1. Man verwandte für den Versuch längliche (etwa 8 cm Durchmesser und 13 cm Länge) weiße und schwarze Säckchen mit breiter Naht. Der Sack wurde umgekehrt, so daß er von selbst weit aufstand. Man zog mittels der Nähnadel durch das eine Ende des Seidenkokons einen weißen oder schwarzen Faden je nach der Farbe des Sackes und befestigt den Kokon so, daß er in dem unteren Teil des Sackes hing. Den aufstehenden, nicht verschlossenen Sack machte man an einem quer über die Fensterscheibe laufenden Draht fest. Der Sack wurde beständig von der Sonne beschienen. Wann es nötig wurde, wechselte man das Fenster und ging der Sonne nach. In einem andern Versuch hing der Sack an einem von der Sonne nicht beschienenen Nordwestfenster. Den ersten Fall betrafen 2 Versuche mit weißem und 2 Versuche mit schwarzem Sack, den letzteren Fall 1 Versuch mit schwarzem Sack. In jedem Versuch hing 1 Seidenkokon im Sack. Im ganzen waren 3 Kokons in schwarzen und 2 Kokons in weißen Säcken entstanden. Die erhaltenen 5 Kokons zeigten untereinander geringe Abweichungen im Farbenton, ohne daß dabei ein Einfluß der schwarzen oder weißen Farbe des Sackes zu erkennen war. Am dunkelsten war noch ein im weißen Sack im Sonnenschein entstandener Kokon.

2. Emailletöpfe von 11—12 cm Höhe und 11—12 cm Durchmesser wurden mit weißem oder schwarzem Papier ausgekleidet. Das weiße Papier war starkes Schreibpapier, das schwarze Papier war schwarzes Papier zum Einwickeln der photographischen Platten. Über den Töpfen lag ein aus weißem oder schwarzem Papier gedrehtes Stöckchen, an dem an einen weißen oder schwarzen Faden befestigt der Seidenkokon hing. Das Töpfchen wurde auf einem nicht von der Sonne beschienenen, nach Nordwesten gelegenen Fenster schräg aufgestellt. Das vom Boden und der runden Innenseite des Topfes zurückgeworfene Licht fiel dabei auf den Kokon. Es waren zweimal ein weißer und ein schwarzer Topf mit je 1 Seidenkokon und einmal ein weißer und ein schwarzer Topf mit je 2 Seidenkokons nebeneinander aufgestellt. Außerdem waren einmal 2 weiße Töpfe mit je 1 Seidenkokon auf demselben Fenster aufgestellt. Es waren daher im ganzen 6 inkrustierte Kokons in weißen und 4 in schwarzen Töpfen entstanden. Sowohl die in den weißen als auch die in den schwarzen Töpfen entstandenen Kokons waren unter sich im Farbenton verschieden ausgefallen und ein Einfluß der weißen oder schwarzen Umgebung ließ sich nicht wahrnehmen.

3. Holzkästchen von 17—24 cm Länge, 10—12 cm Breite und 10—12 cm Höhe werden mit demselben weißen und schwarzen Papier ausgekleidet und schräg auf dem Nordwestfenster aufgestellt. Ein Stöckchen aus gedrehtem Papier von derselben Farbe lag über dem Rand des Kästchens und an einem weißen oder schwarzen Faden hing in jedem Kästchen je ein Seidenkokon; in einem Fall 2 Seidenkokons in einem weißen und 2 Seidenkokons in einem schwarzen Kästchen. Es entstanden im ganzen 6 inkrustierte Kokons in weißen und 6 inkrustierte Kokons in schwarzen Kästchen. Auch in diesen Versuchen ließ sich ein Einfluß der Umgebung auf die Färbung nicht feststellen.

Legte man die in den 3 Versuchsreihen erhaltenen Kokons so hin, daß die 14 in weißer Umgebung und die 13 in schwarzer Umgebung entstandenen Kokons beisammen lagen, so sah man, daß in beiden Reihen hellere und dunklere Kokons unregelmäßig vorhanden waren.

Dasselbe negative Resultat erhielt ich in früher angestellten Versuchen. In ihnen wurden die Seidenkokons mit Nadeln teils auf weißem, teils auf schwarzem Papier befestigt und auf dem Fenster dem diffusen, in anderen Versuchen dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Ich erhielt dabei keine Unterschiede für weiße oder schwarze Unterlagen, sondern in beiden Fällen wieder kleinere individuelle Verschiedenheiten im Farbenton, die keine Beziehung zur Farbe der Umgebung hatten.

Dasselbe galt für frühere Versuche, als ich Seidenkokons in einer zugedeckten Schachtel in einen geschlossenen Schrank gestellt hatte, so daß alles Licht ausgeschlossen war.

Wenn nun die in trockener Atmosphäre entstandenen Kokons mehr oder minder hellgrau oder bräunlich-gelblich ausfielen (Taf. 9 Fig. 1), gleichgültig, ob die Umgebung hell oder dunkel war oder ob überhaupt Lichtmangel herrschte, so fiel die Farbe der in feuchter Atmosphäre entstandenen Kokons immer schwarzbraun oder schwarz aus (Taf. 9 Fig. 2). Diese schwarzen Kokons stechen dann sehr von den grauen oder gelblichen, in trockener Atmosphäre gebildeten ab. Früher angestellte und jetzt wiederholte Versuche gaben immer dasselbe Resultat. Schon oben (S. 381) wurde gesagt, daß die aus dem After hervorkommende getrocknete Flüssigkeit in einer mit Wasser gesättigten Atmosphäre Feuchtigkeit anzieht und schwarz wird. Ebenso nehmen die in einer solchen Atmosphäre entstandenen Kokons eine schwarze Farbe an. Dieses sieht man bereits dann, wenn man in einem Blechkasten, in dem die als Futter dienenden Pflanzen liegen und an dessen Wänden

sich Feuchtigkeit niederschlägt, sich Raupen von *L. quercus* verwandeln läßt. Die Kokons sind dann von schwarzer Farbe. Auch andere Versuche geben eindeutige Resultate. Man bringt auf den Boden eines aufrecht stehenden Reagenzglases einen genäßten Pfropf aus Fließpapier, legt auf diesen einen Seidenkokon und schiebt in dessen Nähe einen anderen feuchten Pfropf. In dieser Weise ruft man schwarze inkrustierte Kokons hervor. Sie entstehen auch dann, wenn man hinter dem senkrecht stehenden Reagenzglas ein Stück weißes Papier anbringt oder wenn man einen weiten Zylinder aus weißem Schreibpapier auf ein Blatt von gleichem Papier stellt und in seinem Innern das Reagenzglas senkrecht aufstellt. In beiden Fällen wurde die Vorrichtung auf dem Fenster dem Sonnenlicht ausgesetzt. Überall, wo Kokons in einer feuchten Atmosphäre entstehen, werden sie schwarz oder schwarzbraun und unterscheiden sich von den in gewöhnlicher Atmosphäre entstandenen Kokons auf das Stärkste.

b) *Eriogaster lanestris.*

Mit *Eriogaster lanestris* habe ich mich schon früher, besonders in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 1, 1905 und in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 31, 1911 beschäftigt. Jetzt habe ich nur einige Versuche über den Einfluß der Umgebung auf die Färbung der Kokons angestellt.

An *Lasiocampa quercus* schließt sich bezüglich der Anfertigung des Kokons die Art *E. lanestris*. Die Vorgänge sind hier dieselben wie *L. quercus*. Die Raupe, die sich vorher gereinigt hat[1]), spinnt einen Seidenkokon und inkrustiert diesen dadurch, daß sie aus dem After eine cremefarbige Flüssigkeit ausscheidet, diese mit dem Munde aufnimmt und auf dem Seidenkokon aufträgt. Die cremefarbige Flüssigkeit kommt dadurch zu stande, daß der Inhalt der Malpighi'schen Gefäße in den Darmes entleert wird und daß er von hier, zusammen mit den Beigaben des Darms, durch den After nach außen gelangt. Es entstehen nach der Inkrustierung des Seidenkokons die bekannten Tönnchen, die bald weiß, bald cremefarbig oder andrerseits heller oder dunkler braun sind. Auf Tafel 9 ist ein heller (Fig. 4) und ein dunkler (Fig. 3) Kokon der Art abgebildet.

Um den Einfluß der Umgebung auf die Farbe des Kokons zu prüfen, wurden Raupen, die sich gereinigt hatten und von denen man annehmen konnte, daß sie den Kokon anfertigen würden, in

1) Siehe S. 375 bei *L. quercus* und S. 366 bei *S. pavonia*.

weißen oder schwarzen Säckchen eingesperrt. Bei dieser Art läßt sich die zum Spinnen bereite Raupe weniger leicht erkennen als bei *L. quercus* und es kommt vor, daß Raupen, die in einem Säckchen eingesperrt sind, noch nicht spinnreif sind und zugrunde gehen. Man muß daher mit einer größeren Zahl von Raupen operieren. Die Säckchen wurden im Zimmer an der Fensterscheibe aufgehängt. In beiden Fällen, in den weißen sowie in den schwarzen Säckchen, erhielt man weiße Kokons. Die aus dem After entleerte cremefarbige Flüssigkeit trocknet sehr schnell und ändert ihre Farbe nicht, wenn nicht größere Feuchtigkeit vorhanden ist.

In anderen Versuchen wurden auf einem längeren Brett auf einer Hälfte weißes Schreibpapier und auf der anderen Hälfte schwarzes Papier mit Stiften festgemacht. Auf beiden Hälften werden Nägel in das Brett geschlagen und auf der schwarzen Hälfte wurden schwarze Säckchen aus feinem, sehr transparenten Seidenstoff oder aus schwarzer Seidengaze, auf der weißen Hälfte Säckchen aus weißer Gaze aufgehängt. In jedes Säckchen kam je eine Raupe. Das Brett stand im Hausflur auf einem Westfenster. In den weißen sowie in den schwarzen Säckchen erhielt man gleichgefärbte Kokons, die entweder kreideweiß oder hell cremefarbig waren.

Ein weiterer Versuch war der folgende. In einen großen Exsikkator wurde der untere Teil mit nasser Holzwolle angefüllt und in den obern Teil wurden weiße Säckchen mit je einer Raupe gestellt. Der Exsikkator wurde mit einer Glasscheibe zugedeckt und auf dasselbe Westfenster gestellt. Es war in ihm beständig ein hoher Grad von Feuchtigkeit vorhanden. Unter diesen Verhältnissen entstanden nun in den weißen Säckchen nicht weiße, sondern braune Kokons.

Man kann (wie bei *L. quercus* S. 385) die Feuchtigkeit auch durch Laub der Futterpflanze erzeugen. Wenn man einen Blechkasten (Biskuitkasten) mit Laub (Weißdorn, Weide) füllt und mit dem Blechdeckel gut verschließt, so gedeihen die Raupen in dem Kasten. In diesem herrscht ein hoher Grad von Feuchtigkeit, wie die auf den Wänden niedergeschlagene Feuchtigkeit bezeugt. Wenn nun die im Kasten befindlichen Raupen den Kokon anfertigen, so tun sie dies oft ganz am Boden, wo besonders viel Feuchtigkeit vorhanden ist. Solche Kokons sind immer braun. Ein anderer Versuch zeigte dieselbe Anordnung. In einem Zigarrettenkästchen aus Blech wurden Weidenblätter gelegt, von denen die Raupen gelebt hatten. Eine spinnende Raupe wurde hineingesetzt und das Kästchen verschlossen. Die Niederschläge auf den Wänden zeigten, das in ihm

viel Feuchtigkeit vorhanden war. Es entstand ein Tönnchen von dunkelbrauner Farbe. Man sieht hier, weshalb im Freien die auf Blättern angesponnenen Kokons dunkel (braun) sind.

Wie bei *Saturnia pavonia* zeigten alle mit *Lasiocampa quercus* und *Eriogaster lanestris* angestellten Versuche, daß die helle oder dunkle Färbung des Kokons nicht von der hellen oder dunkeln Farbe der Umgebung, sondern von der Trockenheit oder Feuchtigkeit der Umgebung abhängig war.

3. Zusammenfassung.

Wie alle zur Verwandlung schreitenden Raupen entleeren die Raupen der Saturniden und die der Lasiocampiden, auf welche sich meine Untersuchungen bezogen, die im Darm enthaltenen Futterreste, auf die dann eine braune wässerige Materie folgt. Sie beginnen darauf mit dem Spinnen des Kokons. Bei den Saturniden besteht der Kokon aus einem starken, dicken Gespinst. Bei den Lasiocampiden ist das Gespinst des Kokons zart und dünn, aber dicht. Bei den Saturniden ist der Kokon im großen und ganzen vollendet; bei den Lasiocampiden fehlt ihm noch sein Hauptbestandteil, die Kruste, die ihm Halt und Stärke verleiht. Da das Gespinst aus den Spinndrüsen, die Kruste aus den Malpighi'schen Gefäßen stammt, so ist es verständlich, daß bei den Saturniden die Spinndrüsen stark, die Malpighi'schen Gefäße schwach entwickelt sind und daß bei den Lasiocampiden das umgekehrte Verhältnis statt hat. Ferner ist es verständlich, daß der Hauptsitz der farbegebenden Substanzen (Tyrosinase und Chromogen) bei den Saturniden die Spinndrüsen, bei den Lasiocampiden die Malpighi'schen Gefäße sind.

Wenn die Raupe den Kokon gesponnen hat, entleert sie aus dem After wieder Flüssigkeit, die grau oder gelblich, bei den Lasiocampiden meist cremefarben ist, und die den Inhalt (Krystalle) der Malpighi'schen Gefäße enthält. Bei den Saturniden bringt die Raupe den aus dem After kommenden Ausfluß direkt auf den Kokon, der bei starker Entleerung feucht wird. Ist der Kokon dann getrocknet, so haften die aus den Malpighi'schen Gefäßen stammenden Krystalle an den Gespinstfäden des Kokons, aber ihre Masse ist im Verhältnis zum Kokon wenig bedeutend. Bei den Lasiocampiden nimmt die Raupe den meist cremefarbenen Ausfluß mit dem Munde auf und inkrustiert mit ihm den zarten Kokon, so daß eine Kruste oder Schale entsteht und die spätere Puppe in einem Tönnchen liegt.

Die Frage nach der Braunfärbung der Kokons beantwortet sich in folgender Weise. Bei den Sarturniden liegt die Farbe in dem Gespinst des Kokons. Der Hauptsitz der farbengebenden Substanz sind bei den Saturniden die Spinndrüsen; sie enthalten sowohl Tyrosinase als auch Chromogen. Wenn nun der Kokon in einer feuchten Atmosphäre gesponnen wird, so vermag die Tyrosinase auf das Chromogen zu wirken und der Kokon wird braun. Wird der Kokon in trockener Atmosphäre gesponnen, so kann die Einwirkung des Enzyms auf das Chromogen nicht stattfinden und der Kokon bleibt weiß. Die auf das Spinnen des Kokons folgende Darmausscheidung kann mehr oder minder viel Flüssigkeit enthalten und in feuchter Luft die bereits vorhandene Braunfärbung des Kokons verstärken; in trockener Luft wird ihr Einfluß aufgehoben, da sie hier sogleich trocknet. Im ganzen scheint ihr Einfluß auf die Braunfärbung des Kokons weniger groß zu sein als der Einfluß der Feuchtigkeit der Atmosphäre, in der der Kokon gesponnen wird.[1])

Bei den Lasiocampiden befindet sich der melanotische Farbstoff in der Kruste des Tönnchens. Der Hauptsitz der farbengebenden Faktoren sind hier die Malpighi'schen Gefäße, die die Krustensubstanz liefern. Sie enthalten sowohl Tyrosinase als auch Chromogen. Wird die für die Bildung der Kruste bestimmte Flüssigkeit in einer feuchten Atmosphäre aus dem After entleert und mit dem Munde dem feinen Kokongespinst aufgetragen, so vermag die Thyrosinase auf das Chromogen zu wirken und es entsteht eine schwarze (*L. quercus*) bzw. braune (*E. lunestris*) Kruste (Tönnchen). Entsteht aber die Kruste in einer trockenen Atmospäre, so trocknet die für die Kruste bestimmte Flüssigkeit sogleich, die Tyrosinase kann auf das Chromogen keine Wirkung ausüben und es entsteht eine hellgraue oder hellgelbe (*L. quercus*), cremefarbige, sogar kreideweiße (*E. lunestris*) Kruste.

Beide Objekte, sowohl der weißliche Kokon der Saturniden als auch das helle Tönnchen der Lasiocampiden, können nachträglich dunkel gemacht werden, wenn man sie in Wasser legt, wo dann die Tyrosinase nachträglich Gelegenheit hat, auf das Chromogen einzuwirken (nach meinen früheren Angaben).

Die Frage, ob die Farbe der Umgebung (schwarz oder weiß)

1) Gewisse Saturnidenraupen scheinen aber im Kokon eine große Menge von Flüssigkeit von sich zu geben. So erhielt ich von einer Raupe von *A. pernyi* etwa 2—3 ccm Flüssigkeit. In solchen Fällen muß der Kokon mit Flüssigkeit förmlich gebadet werden.

auf die helle oder dunkle Färbung des Kokons oder Tönnchens von Einfluß ist, beantwortet sich dahin, daß ein solcher Einfluß nicht sichtbar ist; daß vielmehr derjenige Faktor, der diese Verhältnisse regelt, der größere oder geringere Grad von Feuchtigkeit (oder Abwesenheit dieser) der Atmosphäre ist. Grünes Laub wirkt wegen seiner Ausscheidung von Feuchtigkeit wie feuchte Atmosphäre und bewirkt braune Kokons oder dunkle bzw. braune Tönnchen.

Es wäre denkbar, daß in heller oder dunkler Umgebung aufgezogene Raupen entsprechend gefärbte Kokons liefern. Dagegen würde aber der von Bateson im Freien angestellte Versuch sprechen (vgl. unten S. 398).

Literarisches.

1. Zweck und Verlauf meiner eigenen Untersuchungen.

Vor jetzt bald 20 Jahren, d. h. zu einer Zeit, als man gerade angefangen hatte, sich mit den Oxydasen zu beschäftigen, wollte ich die Lichtempfindlichkeit der Melanose bewirkenden Oxydasen an solchen Insectenkokons untersuchen, von denen Poulton und andere behauptet hatten, daß sich ihre Farbe nach der Umgebung richtet. Damals war von Bertrand die Tyrosinase im Pflanzenreich aufgefunden worden, v. Fürth und Schneider in Gemeinschaft mit Przibram [1]) (1901) hatten sie dann an der Lepidopterenlymphe chemisch untersucht und ich [2]) (1902) hatte fast gleichzeitig und unabhängig von ihnen zum ersten Male experimentell die melanotische Färbung von Insecten durch solche Oxydasen gezeigt.

Als ich damals die Lichtempfindlichkeit der Oxydasen an Schmetterlingskokons zu untersuchen mich anschickte, bemerkte ich bald, daß die biologischen Vorgänge, die sich bei der Pigmentierung des Kokons abspielen, von großer Kompliziertheit sind und daß zwar schon verschiedene Personen hier und da, meist nur gelegentlich etwas von diesen Verhältnissen beobachtet hatten, daß das Gesamtbild aber unbekannt geblieben war. Ich mußte daher zunächst danach trachten, festzustellen, wie die melanotische Pigmentierung der Kokons zustande kommt, welches der Ursprung der pigmentgebenden Faktoren ist. Dieses ist nun der Hauptsache nach ge-

1) Beitr. chem. Physiol. u. Pathol. (Hofmeister), Vol. 1, 1901, p. 227—242.

2) In: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 54, 18 Janv. 1902, p. 44—47.

schehen. Und wenn die hierfür notwendigen Untersuchungen mich auch von meinem eigentlichen Ziel fern hielten, so ließen sie sich doch nicht umgehen, falls die ganze Sache nicht in der Luft schweben sollte. Gleichzeitig haben aber Versuche von mir (in: Zoolog. Anz., Vol. 40, 1912 und diejenigen in der vorliegenden Arbeit) sowie von anderen (Bateson, Federley) gezeigt, daß die Kokons gar nicht auf hellere oder dunklere Umgebung reagieren. Die gegenteiligen Resultate anderer Experimentatoren (Poulton) oder zufällig gemachten Beobachtungen lassen sich unschwer auf Anwesenheit bzw. Abwesenheit von Feuchtigkeit zurückführen. Die melanotischen Insektenkokons sind daher ein ungeeignetes Objekt, die Lichtempfindlichkeit der melanotische Pigmente liefernden Oxydasen (Tyrosinase) zu studieren. In neuester Zeit ist dieser Gegenstand auch bereits von einer anderen Seite[1]) an einem geeigneten Objekt in Angriff genommen.

2. Fortsetzung meiner früheren Literaturangaben über die vorliegende Frage.

In drei Mitteilungen (1. in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 1; 2. in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 31; 3. in: Zool. Anz., Vol. 49) habe ich die Veröffentlichungen anderer Autoren über den vorliegenden Gegenstand besprochen oder angeführt, soweit die Herkunft und Entstehung der melanotischen Farbe des Kokons in Frage kommt. Dabei war mir eine wichtige Veröffentlichung unbekannt geblieben, die zwischen meine eigenen Mitteilungen fiel. Im Jahre 1910 zeigte Federley in einer kurzen Mitteilung, daß das Braunwerden von Saturnidenkokons durch die Feuchtigkeit der Umgebung veranlaßt wird. Diesem Autor war es aber entgangen, daß ich (6) 5 Jahre vor ihm (nämlich in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 1, 1905) bereits das Braunwerden der Kokons unter Einfluß von Feuchtigkeit sowohl für *Saturnia pavonia* und *pyri* als auch für *Eriogaster lanestris* bekannt gemacht hatte. Im Folgenden sei nachträglich der Inhalt der Mitteilung von Federley angegeben.

Federley, Harry, Ueber die Färbung einiger Lepidopterenkokons und ihre Aehnlichkeit mit der Umgebung, in: Meddel. Soc. Fauna Flora fennica, 1909—1910, p. 91—99, Helsingfors 1910.

1) Leonore Brecher, Die Puppenfärbung des Kohlweißlings, Pieris brassicae L., in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 43, 1917. — Ebenso: Hans Przibram und Leonore Brecher, Ursachen tierischer Farbkleidung. I., in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 45, 1919. (Anm. beim Lesen der Korr. 27./3. 1921).

Saturnia pavonia. Poulton, Dewitz, Schawrow u. a. haben sich dahin ausgesprochen, dass die Kokons auf Licht reagieren. Diese Experimentatoren haben einen andern in Frage kommenden Faktor, nämlich die Feuchtigkeit, übersehen.[1]) [Der Autor bezieht sich dabei auf meine erste Mitteilung, in: Zool. Anz., Vol. 27. Als aber der Autor seine Zeilen veröffentlichte, 2. April 1910, hatte ich 5 Jahre vorher, 1905, in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 1, gezeigt, daß die Entstehuug der braunen Farbe der Kokons von der Feuchtigkeit abhängt.]

Versuche. In einem Puppenbehälter, der mit Gaze verschlossen und dessen Boden mit Erde und Moos bedeckt war, waren die am Boden befestigten Kokons braun, die an der Gaze angesponnenen Kokons hellgelb oder fast weiss. Da das Licht von oben durch die Gaze einfiel, konnte man annehmen, dass die verschiedene Helligkeit diesen Unterschied veranlasst hatte. Die Beobachtung, dass die hellen Kokons mit Wasser bespritzt, braun werden, veranlasste aber den Autor zu der Annahme, dass die braune Farbe durch die Feuchtigkeit bewirkt war. Der erste Versuch wurde wiederholt. Die am Moos befestigten Kokons waren wieder braun, die am Stoff (Tüll) befestigten ganz farblos, weisslich oder hellgelblich. Diese ungefärbten Kokons wurden darauf in ihrer unveränderten Lage am Stoff mit einem Verstäuber bespritzt, worauf sie in 1—2 Tagen braun wurden wie die unten befindlichen Kokons. Auch ältere Kokons mit verschiedenen Farbennuancen wurden gleichmäßig braun und behielten diese Farbe, wenn sie vorher bespritzt waren. Der Autor schliesst daraus, dass der Seide ein farbloser Stoff beigemengt ist, der sich unter Einfluss der Feuchtigkeit bräunt. Es wäre trotzdem möglich, dass Helligkeit wirksam ist. In den beobachteten Fällen wurde aber eine solche Wirkung durch die kräftige Wirkung der Feuchtigkeit verdeckt.

Durch weitere Versuch sucht der Autor dem Einwand zu begegnen, dass in dem Behälter die Feuchtigkeit gleichmässig verbreitet war und dass daber alle Kokons hätten braun werden müssen [am Boden war die Feuchtigkeit naturgemäßerweise größer als an der offenen Oberfläche. Das Gespinst reagiert bereits auf solche Unterschiede]. Der Autor führt weitere Versuche aus mittels einer kubischen, mit Tüll überspannten Pappschachtel. Die an dem Stoff befindlichen Puppen waren hell, die unten befindlichen braun oder farblos [verschiedene Farbe wegen verschiedener Reaktionsfähigkeit und verschiedenem Feuchtigkeitsgrad in den unteren Teilen der Schachtel].

Der Versuch wiederholt. Dabei wurde beobachtet, daß Raupen (Saturniden und Lasiocampiden) vor der Verwandlung zuerst breiigen Kot und darauf ein paar glasklare Flüssigkeitstropfen abgeben. Diese fallen von einer Raupe auf einen darunterliegenden Kokon. Diese Flüssigkeit ruft auf dem Kokon dunkle Färbung hervor. Sie scheint selbst keinen Farbstoff zu haben und nur als Wasser zu wirken. Der Farbstoff mag aus den Spinndrüsen oder akzessorischen Drüsen stammen. [Wie schon früher bekannt war, finden bei einer Raupe, die zu fressen aufgehört hat, zwei verschiedene Entleerungen statt: 1. Sie entfernt aus dem Darm Futter-

1) Die in [ ] beigefügten Bemerkungen sind von mir gemacht.

reste, Kot und schließlich eine bräunliche Flüssigkeit. 2. Nach dieser Reinigung spinnt sie einen Kokon und in dem Kokon eingeschlossen entleert sie wieder Flüssigkeit, die nicht braun ist und mit dem Inhalt der MALPICHI'schen Gefäße, Krystallen, beladen ist. Bei den Saturniden wird der Kokon mit der Flüssigkeit durchtränkt, bei den Lasiocampiden wird mit ihr um den Seidenkokon eine Kruste hergestellt. In dem unteren Teil der Schachtel trocknet die Flüssigkeit nicht so schnell als oben an der Tüllhülle in der freien Luft, so daß im Gespinst das Enzym auf das Chromogen wirken kann.]

Der Autor hatte die Absicht, zu zeigen, dass bei Dunkelheit oder bei Helle in trockner Luft die Kokons farblos sind und dass die braune Farbe durch Feuchtigkeit sowohl während der Verfertigung des Gespinstes als auch mehrere Jahre später hervorgerufen wird.

PETERSEN, WILHELM, Zur Frage der Chromophotographie bei Schmetterlingspuppen, in: SB. naturf. Ges. Dorpat, Vol. 9, 1891, p. 232—270, 1892.

Beobachtungen an *Platysamia cecropia* und *Antherea pernyi*. Die Reaktionsfähigkeit ist besonders deutlich bei *Cecropia*. Macht ein Aussengespinst, das sich der Umgebung anpasst. An weisser Gaze weisse Gespinste (5 Stück von 39 Stück), an gelblichem Holz des Käfigs hellbräunliche (2 Stück von 39 Stück). Die übrigen Gespinste, an Futterpflanzen und unter vertrockneten Blättern am Boden des Behälters, waren braun bis tiefbraun [vgl. oben bei FEDERLEY].

Ähnliche, aber schwächere Reaktion bei *pernyi*.

Cecropia überspannt die Gazewand des Käfigs mit feinem Gespinst aus feinen, rein weissen Fäden. Die auf der Futterpflanze gesponnenen Fäden waren von vornherein braun. [Die Pflanze gibt Feuchtigkeit ab.]

Der braune Farbstoff lässt sich mit kochendem Wasser leicht ausziehen und färbt das Wasser braun [vgl. DEWITZ 6 u. 8].

Erklärung für das Zustandekommen der verschiedenen Färbung:

1. Entweder reagiert das Secret der Spinndrüsen auf hellere oder dunklere Unterlage oder 2. Es sind akzessorische Drüsen im Spiel, die unter Einfluss des Nervensystems stehen. Verwirft die erste Möglichkeit, weil die Fäden des innern Kokons, welches unter der bisweilen tiefbraunen Hülle des Aussengespinstes vollkommen vor Lichtreiz geschützt ist, dennoch in beiden Arten hellbraun bleiben. Der Autor entscheidet sich für die zweite Möglichkeit, weil man unter dem Mikroskop wahrnimmt, dass der braune Farbstoff wie Leim nur mechanisch am weissen Seidenfaden haftet, weshalb er sich auch leicht durch Auswaschen mit Wasser entfernen lässt.

SCHAWROW, N. N., vgl. Literaturverzeichnis S. 402 No. 31.

Wilde Seidenspinner *cynthia*, *atlas* usw. Helle oder dunkle Kokons nach der Farbe der Rinde; auf Blättern Farbe von trocknen Blättern [grüne Blätter geben Feuchtigkeit ab].

Wie ich schon früher gesagt habe (in: Internat. entomol. Ztschr.

1912), ist es Schmetterlingszüchtern (Kurt John) nicht unbekannt, daß helle Kokons von *Saturnia pavonia* angefeuchtet braun werden.

In meinen früheren literarischen Besprechungen und Zusammenstellungen habe ich bisher den Teil der Veröffentlichungen unberücksichtigt gelassen, in denen die Verfasser durch Versuche feststellen wollten, ob die Farbe der Kokons von der helleren oder dunkleren Umgebung abhängig ist. Abgesehen von den soeben wiedergegebenen Mitteilungen von Federley und von meinen eignen (in: Zool. Anz., Vol. 40, *Lasiocampa quercus*) gehören hierher diejenigen englischer Autoren (Poulton, Bateson, Newmann, Tutt). Während Poulton der Urheber von der Annahme der Anpassung der Farbe der Kokons an die hellere oder dunklere Umgebung ist und diese Annahme auch in seinen verschiedenen Mitteilungen durch Versuche zu beweisen bestrebt ist, sucht Bateson das Irrtümliche dieser Ansicht durch Versuche darzutun, von denen besonders die im Freien von ihm angestellten zu erwähnen sind. Wenn ich auch der Ansicht Bateson's von dem Nichtvorhandensein der Anpassung zustimmen muß, so ist seine Erklärung von dem Zustandekommen heller oder dunkler Kokons unrichtig. Er hält nämlich die hellen Kokons für ein nicht normales Produkt infolge unnatürlicher Verhältnisse, die die Raupe beeinflussen (Störung der spinnenden Raupe, Einsperren der Raupe).

Poulton, Edward B.,[1]) An inquiry into the cause and extent of a special coulour-relation between certain exposed lepidopterous pupae and the surfaces which immediately surround them, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 42, 1887, p. 94—108.

p. 108. Experiments upon the colours of the cocoon in *Saturnia carpini* [*pavonia*].

Auf Anregnng von H. Harwood machte er Versuche mit *Saturnia pavonia*. Vier Kokons, die in den Ecken von schwarzen Säckchen gesponnen waren, waren sehr dunkel braun. Andere Raupen, die frei dem Licht ausgesetzt und die von keinem dunkeln Gegenstand umgeben waren, gaben Kokons, die fast weiss oder doch viel heller als die ersten Kokons ausfielen. Erklärt wird die Erscheinung durch eine komplizierte physiologische und wahrscheinlich nervöse Reaktion. [Der Einschluß in den Säckchen verhinderte die Verdunstung und das schnelle Trocknen der ausgeschiedenen Flüssigkeit und besonders die Verdunstung der von den großen Raupen dieser Art abgegebenen Feuchtigkeit. Die hellen Kokons lagen frei, so daß schnelles Trocknen eintreten konnte.][2])

1) Dieselben Beobachtungen sind erwähnt in des Autors Werk: The colours of animals, their meaning and their use. London, 1890, p. 142 bis 146. 7 Figg.

2) Die in [ ] beigefügten Bemerkungen sind von mir gemacht.

Poulton, E. B., in: Proc. entomol. Soc. London, 1887, p. L—LI.

Bezieht sich auf die voraufgehende Mitteilung. Zwei andere Arten zeigten dasselbe Verhalten. Nach Rev. W. J. H. Newman gaben Raupen von *Eriogaster lanestris*, die einer weissen Umgebung ausgesetzt waren, in allen Fällen cremefarbene Kokons. Dagegen spannen 2—300 Raupen derselben Art zwischen den Blättern der Futterpflanze dunkelbraune Kokons. P. fügt hinzu, dass in diesem Falle die grüne Farbe diejenige Farbe hervorruft, die später die Blätter haben. [Die Blätter geben Feuchtigkeit von sich.]

Poulton hat von Raupen von *Halias prasinana* in weisser Umgebung einen weissen und einen sehr hellgelben Kokon erhalten. Letzterer war sehr viel heller als der hellste von denen, die auf Blättern angetroffen wurden. Eine Raupe, die auf einem Blatt einen braunen Kokon zu spinnen begann, wurde in eine weisse Umgebung gebracht und spann weisse Seide [wie vorher]. Das Hervorbringen von brauner Farbe durch grüne Blätter, die später braun werden, ist nach P. das Resultat der natürlichen Zuchtwahl.

Poulton, E. B., in: Proc. entomol. Soc. London, 1888, p. XXVIII.

Raupen von *Rumia crataegata* spannen auf grünem Papier. Sie waren, bis auf eine Ausnahme, hellbraun wie diejenigen, die zwischen Blättern gesponnen waren, während die Kokons, die an weissem Musselin befestigt waren, ganz weiss waren [vgl. meinen Versuch mit grünen getrockneten Pflanzen S. 373].

Tutt, in: Entomologist's Record., Jan. 15, 1892, p. 9—12.

Versuche mit *H. chlorana*. Ist mir nicht zugänglich gewesen.

Bateson, William, On variation in the colour of cocoons of *Eriogaster lanestris* and *Saturnia carpini*, in: Trans. entomol. Soc. London, 1892, p. 45—52.

Nach Poulton (Colours of animals, 1890, p. 142—146) und andern ist die hellere oder dunklere Farbe der Kokons abhängig von der Farbe des Gegenstandes, auf dem der Kokon befestigt ist. Solche Beobachtungen und Versuche scheinen die Sache nicht vollständig festgestellt zu haben. Daher unternimmt der Verf. neue Versuche.

Eriogaster lanestris.

1. Versuch. Eine im Freien gefundene Kolonie von Raupen wird in ein Glasgefäss mit Futterpflanze gesetzt. Es entstehen an Blättern 11 Kokons: 6 völlig dunkel (schwarzer Kaffee); 4 dunkel, aber weniger; 1 braun (starker Tee mit etwas Milch, „half-colour"), aber viel heller. [Laub gibt Feuchtigkeit ab. Die Kokons sind braun, weil sie in feuchter Atmosphäre entstanden sind. Es kommt hierbei viel auf die Größe des Inhalts des Rezipienten und auf die Menge des Laubes an. Vgl. meine Versuche S. 387, 385.]

2. Versuch. Von Kolonie 1 werden spinnreife Exemplare in einen weissen, mit weissen Papierstücken angefüllten Musselinsack gebracht. Wenige bleiben am Leben [weil man bei dieser Art den spinnreifen Zustand der Raupe nicht gut erkennen kann, vgl. S. 387]. Es entstehen am Musselin oder weissen Papier 3 ganz weisse und 2 hell crêmefarbige Kokons [weil sie in einer trockenen Atmosphäre entstanden waren]. Papier und Sack ist befleckt mit braunem Saft. [Solche Raupen hatten sich noch nicht gereinigt, als sie eingesperrt wurden. Wenn die reife Raupe auf der Pflanze aufhört zu fressen, reinigt sie sich, entleert den Darm und beschmutzt mit Kot und brauner Flüssigkeit die Blätter. Man erkennt daran diejenigen Raupen, die sich verwandeln wollen.]

3. Versuch. Eine Anzahl augenscheinlich erwachsener Raupen wird in Gegenstände von dunkler Farbe eingesperrt. Sie geben 6 Kokons a) in schwarzer Gaze: 1 Kokon heller als „half-colour“ [trotz der schwarzen Farbe, weil in trockener Luft entstanden]; b) in grünem Musselinsack an braunem Papier: 2 Kokons weiss [trotz brauner und grüner Farbe, weil in trockener Atmosphäre entstanden]; c) in grünem Musselinsack an braunen trocknen Blättern: 1 Kokon weiss, 1 Kokon sehr hell crêmefarbig [weil in trockener Atmosphäre entstanden. Die braune Farbe der Blätter ohne Einfluß, wenn sie trocken sind]; d) derselbe Sack mit denselben Blättern als c: 1 Kokon weiss an dem grünen Sack [weil in trockener Atmospäre entstanden]. Alle 6 unter 3. entstandenen Kokons sind hell, obgleich sie an dunkeln Gegenständen sind [weil Gegenstände und Atmosphäre trocken]. Auch hier wie in 2. die Gegenstände vielfach von Saft beschmutzt [vgl. 2].

4. Versuch. An Blättern spinnende Raupen werden in ihrer Arbeit gestört und an andere Gegenstände gesetzt. Es entstehen a) 2 helle Kokons an weissem Papier; b) 1 weisser Kokon an grüner Gaze; c) 1 Raupe beginnt an weissem Papier zu spinnen, wird in ihrer Arbeit gestört und spinnt darauf einen weissen Kokon. Von den 4 Raupen, die gestört worden sind, geben alle 4 helle Kokons; 1 an grünem, 3 an weissen Gegenständen. Dieses scheint darauf hinzuweisen, dass die Abwesenheit von Farbe in den Kokons durch unnatürliche Verhältnisse (Störung) bedingt ist. Die Gegenwart von Parasiten scheint einen ähnlichen Einfluss zu haben.

5. In den voraufgehenden Versuchen entstanden helle Kokons sowohl an weissen als auch an dunkeln Gegenständen. Dagegen waren die Kokons dunkel, wenn sie an ihrer Futterpflanze gelassen waren. [Die Futterpflanze gibt Feuchtigkeit ab, die anderen Gegenstände waren trocken und ließen die Atmosphäre trocken.] Man kann deshalb vermuten „that perhaps the alteration of colour was brougt about by some unhealthy condition associated with the removel of the larva from their food“. „From this it seemed likely that disturbance at the time of spinning might also be sufficient to prevent the coccon from being properly coloured.“ Deshalb ist es nötig zu sehen, welche Farbe die Kokons haben, die die Raupe aus freien Stücken an weissem Papier spinnt. Zwischen die Weissdornzweige (hawthorn) des Behälters werden zerknitterte Papierstücke ge-

bracht, so daß die Zweige eingehüllt sind. Alle Kokons sind am weissen Papier befestigt: 4 Kokons von vollkommen dunkler Farbe; 6 Kokons heller, aber braun; 4 Kokons hell. [Mengung von Pflanzen und Papier; ungleiche Verteilung von Feuchtigkeit und Trockenheit.]

Resultat mit *E. lanestris*. Von 11 Raupen, die auf ihrer Futterpflanze blieben, gaben alle dunkle Kokons auf Blättern [wegen der durch die Pflanzen erzeugten Feuchtigkeit]. Zwischen einem Gemisch von Futterpflanzen und weissen Papierstücken entstanden 10 dunkle und 4 helle Kokons [vgl. die voraufgehende Bemerkung]. Von verschiedenfarbigen Gegenständen umhüllt, gaben alle 11 Raupen helle Kokons; 6 an dunkeln, 5 an hellen Gegenständen [weil alle diese Gegenstände trocken waren].

Saturnia carpini [*pavonia*].

Im Freien an einer Hecke angesponnen 11 Kokons von voller brauner Farbe [im Freien an Pflanzen, Sträuchern, Heidekraut angesponnene Kokons sind wegen der natürlichen Feuchtigkeit, Regen usw. mehr oder minder dunkelbraun]. In Versuchen ist es schwer in grösserer Zahl dunkle Kokons zu erhalten, selbst wenn die Raupe auf ihrer Futterpflanze gelassen wird [um dunkle Kokons von *S. pavonia* zu erhalten, ist es notwendig, daß der Rezipient mit Pflanzen angefüllt wird, damit die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt ist. Daher kommt es, daß im Zimmer unter gewöhnlichen Verhältnissen gezogene Kokons meist ganz blaß sind].

5 Raupen geben an dunkeln Gegenständen (braunes Papier, Musselin von schwarzer oder grüner Farbe usw.) helle oder weisse Kokons [weil die Gegenstände trocken waren]. 15 Raupen in einem weiten Gefäss, zwischen den Futterpflanzen zerknitterte Stücke von Papier wie in Versuch 5 von *E. lanestris*. 7 Kokons sind dunkel (3 am weissen Papier, 4 zwischen den Blättern), 4 Kokons sind hellbraun (gleichzeitig an Zweigen und Papier befestigt), 4 Kokons mehr oder minder weiss (gleichzeitig an Blättern und Papier) [vgl. Versuch 5 *E. lanestris*. Die gleichen Bedingungen haben hier wie dort das gleiche Resultat gehabt. Mengung von Pflanzen und Papier, ungleiche Verteilung von Feuchtigkeit und Trockenheit]. Der Autor gelangt zu der Ansicht, dass die Farbe der Kokons nicht von der der fremden Gegenstände abhängt.

Der Autor macht Angaben über die Reinigung (Ausstoßen von Kot, halbverdautem Futter, brauner Flüssigkeit) der zur Verwandlung schreitenden Raupen [deren Bedeutung er verkennt]. Säcke und Gefässe waren wie bei *E. lanestris* mit brauner Flüssigkeit beschmutzt [weil sich die Raupe vor dem Einsperren nicht gereinigt hatte]. Die Farbe des braunen Auswurfs und der Kokons ist die gleiche, weshalb diese durch jenen gefärbt sein können [die Raupe reinigt sich vor dem Spinnen, also außerhalb des Kokons. Andere Autoren, Verson und W. M. Weeler, verfielen in denselben Irrtum]. Nach Poulton und Meldola besteht der Kokon von *E. lanestris* grösstenteils aus oxalsaurem Kalk (Vortrag Physiol. Ges. 1892).

Bateson, William, On variation in the colour of cocoons, pupae and larvae: further experiments. Dass., p. 205—214, I. The colour of the cocoons of *Saturnia carpini* [*pavonia*], p. 205—210.

In der voraufgehenden Arbeit ist nach dem Autor gezeigt, dass eine Beziehung zwischen der Farbe der Umgebung und des Kokons nicht existiert. Man kann glauben, dass das Entfernen der Raupe von der Futterpflanze die hellen Kokons veranlasst und dass diese ein nicht normales Produkt in Folge ungesunder Bedingungen sind. Es fragt sich daher, ob *Saturnia carpini* [*pavonia*] unter „healthy circumstances" dunkle Kokons gibt, unabhängig von der Farbe der Umgebung. Durch folgenden Versuch soll die Frage beantwortet werden:

140 aus Eiern erhaltene Raupen in zwei Partien, A und B, im Freien an Weissdorn eingebunden erzogen. A) 66 Raupen unter weissem Musselin, zwischen den Aesten viel zerknittertes weisses Papier. Im Herbst 53 Kokons, am Sack, am Papier, an den Zweigen, an den Blättern. 52 Kokons von voller dunkler Farbe, 1 Kokon sehr dünn und hell. B) 44 Raupen. Der Sack ist schwarz und das Papier in ihm braun. Im Herbst 48 Kokons, wie bei A an den verschiedenen Gegenständen. Alle von voller brauner Farbe. Aus A und B folgt, dass bei *S. carpini* [*pavonia*] zwischen der Farbe des Kokons und der Umgebung keine Beziehung besteht. [Die draußen an Pflanzen entstandenen Kokons sind wegen der natürlichen Feuchtigkeit, Regen usw. braun. Im Kasten ohne Futterpflanze eingesperrte und vor Regen geschützte Raupen geben in trocknen Jahren auch im Freien, z. B. vor dem Fenster, ganz helle Kokons.] Der Autor behandelt darauf den Ursprung des Farbstoffes. Dieser stammt aus dem Darm. Die entleerte braune Flüssigkeit enthält Blattstücke und Exkremente. Wenn man einer jungen oder alten Raupe den Darm öffnet, auswäscht und filtriert, so erhält man eine grüne Flüssigkeit, die sich bräunt. Die grüne Flüssigkeit ist dazu bestimmt, den Kokon zu färben. [Diese Betrachtung ist hinfällig, weil die braune Flüssigkeit bereits vor dem Spinnen, noch ehe der Kokon da ist, ausgestoßen wird. Selbst wenn der Darm durch Unterbinden ausgeschaltet wird, entsteht in feuchter Atmosphäre ein brauner Kokon, da das Gespinst bereits die zur Bräunung nötigen Elemente, Tyrosinase und Chromogen, besitzt.]

Poulton, Edward B., Further experiments upon the colour-relation between certain lepidopterous larvae, pupae, cocoons, and imagines and their surroundings. Dass., p. 293—487, 2 tab., p. 446. D. Experiments upon the cocoons of Lepidoptera.

Betrifft *Halias prasinana*. Versuch 1: 1) In einem mit weissem Musselin verschlossenen Zylinder ein Zweig von Quercus cerris, um diesen viele Stücke von weissem Papier. Die entstandenen Kokons sind braun, hellbraun oder sehr hellbraun; sie sind nicht unmittelbar an den Blättern. [Durch die Mengung von Pflanzenteilen und Papierstücken entsteht eine ungleiche Verteilung der Feuchtigkeit. Die Papierstücke halten sie ab.] 2) Ein ebensolcher Zylinder mit einem Zweig von Quercus cerris, nur sind die Zwischenräume nicht mit Papier sondern mit dunkeln Zweigstücken

angefüllt. Die Kokons befinden sich meist an den Blättern, sind dunkelbraun. Nach SIDGWICK sind Kokons an den Blättern immer dunkel. [Wie bei *E. lanestris*. Die Blätter geben Feuchtigkeit ab. In diesem Versuch im Zylinder nur Pflanzenteile. Solche liefern Feuchtigkeit.] — Versuch 2: In jedem von 2 Zylindern ein dünner Zweig mit wenigen Blättern. Beide Zylinder werden mit weissen Fliesspapierstückchen gefüllt. 1) Der eine Zylinder wird starkem Licht ausgesetzt. 1 Kokon am Musselin, umgeben von Fliesspapier, weit entfernt von den Blättern. Er ist sehr weiß. [Wenig Feuchtigkeit, da nur wenig Blätter. Offener Cylinder, Schutz des Kokons durch Fließpapier vor Feuchtigkeit.] 2) Der zweite ebenso beschickte Zylinder wird mit einem grössern, verdunkelten Zylinder überdeckt, so dass er sich in Dunkelheit befindet, 2 braune Kokons am Musselin. Der Autor schreibt das Resultat (dunkle Kokons) der Dunkelheit zu. [In beiden Cylindern wenig Feuchtigkeit. Nach der Beschreibung scheint der zweite Cylinder durch den überdeckten Cylinder verschlossen gewesen zu sein, so daß sich in ihm die durch die Blätter erzeugte Feuchtigkeit ansammeln mußte.] — Der Autor giebt ferner an, dass eine verletzte Raupe der Art in einem Zylinder mit Eichenlaub an einem Blatt braune Fäden spann.

Während des Druckes der Arbeit fand ich folgende Notiz:

GRABE, ALBERT, Plusia moneta F., in: Internat. entomol. Ztschr. (Guben), Vol. 14, 1920, p. 51—54.

Die Raupe verpuppt sich an der Unterseite der Blätter. Das Gespinst des Kokons ist anfangs schneeweiß; durch Tau und Regen erhält es eine orange- bis dunkel-ockergelbe Farbe. Durch mehr oder minder starke Befeuchtung kann man in der Gefangenschaft alle gelben Farbentöne und sogar scheckige Gespinste erzeugen.

Geisenheim im Rheingau, Oktober 1919.

Literaturverzeichnis.

1. Blanc, L., Note sur la matière colorante de la soie du Bombyx mori, in: Ann. Laborat. Etudes de la soie (Lyon), Vol. 3, 1886.
2. Conte, A., La coloration naturelle des soies, in: CR. Soc. Biol., Vol. 57, 1904, p. 54—55.
3. Cousmaker, in: Rondot, L'art de la soie, und in: Th. Wardb, Handbook of the collection illustrative of the wild silks of India (nach einer persönlichen Mitteilung von Herrn Levrat in Lyon).
4. Dewitz, J., Ueber die Herkunft des Farbstoffes und des Materials der Lepidopterenkokons, in: Zool. Anz., Vol. 27, 1903, p. 161 bis 168.
5. —, Die Farbe der Lepidopterenkokons, ibid., Vol. 27, 1904, p. 617 bis 621.
6. —, Ueber das Zustandekommen der Färbung bei Schmetterlingskokons, in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 1 (10), 1905, p. 503 bis 509.
7. —, Die Wasserstoffsuperoxyd zersetzende Fähigkeit der männlichen und weiblichen Schmetterlingspuppen, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 22, No. 5, 1908.
8. —, Ueber die Entstehung der Farbe gewisser Schmetterlingskokons, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 31, 1911, p. 617—636.
9. —, Recherches physiologiques sur la coloration des cocons de certains Lépidoptères, in: 1. Congrès intern. Entomol. Bruxelles, 1911, p. 133—136.
10. —, Ueber die Farbe der Kokons gewisser Schmetterlingsarten, in: Internat. entomol. Ztschr. (Guben), 1912, p. 129.
11. —, Ueber die Entstehung der Farbe der Kokons gewisser Lepidopteren (Lasiocampa quercus), in: Zool. Anz., Vol. 40, 1912, p. 396 bis 399.
12. —, Nochmals über die Entstehung der braunen Farbe gewisser Kokons, ibid., Vol. 49, 1917, p. 169—175, 1 Fig.
13. —, Ueber die Entstehung der braunen Farbe gewisser Schmetterlingskokons, in: Naturw. Wochenschr. (N. F.), Vol. 17, 1918, p. 685 bis 688.
14. Dubois, Raphaël, Contribution à l'étude de la soie du Bombyx mori et du Saturnia Yama-Maï. No. 1. Sur la solidification du fil de soie à la sortie de la glande séricigène du Bombyx mori. No. 2. Sur les propriétés des principes colorants de la soie jaune

et sur leurs analogies avec la carottine végétale. No. 3. Nouveau procédé pratique de la décoloration de la soie jaune. No. 4. Recherches préliminaires sur les principes immédiats colorants de la soie verte du Saturnia Yama-Maï, in: Travaux Laborat. Etudes de la soie (Lyon), Vol. 5, 1889—1890, 1891.

15. Dubois, Raphaël, Sur la solidification du fil de soie à la sortie de la glande sericigène du Bombyx mori (Fortsetzung), in: Annal. Soc. Linn. Lyon, Ann. 1899, Vol. 46, p. 127—129.
16. —, Sur la coloration naturelle des soies, in: CR. Soc. Biol., Vol. 57, 1904, p. 201.
17. Federley, Harry, Ueber die Färbung einiger Lepidopterenkokons und ihre Aehnlichkeit mit der Umgebung, in: Meddel. Soc. Fauna Flora fennica, 1909—1910, p. 91—99, Helsingfors 1910.
18. Frenzel, J., Die Saftentleerung bei Schmetterlingen nach deren Ausschlüpfen, in: Zool. Anz., Vol. 13, 1890, p. 579—580.
19. Gerstäcker, Ueber zwei eigentümliche, an Gastropacha neustria und Myrmeleon formicarius beobachtete Modificationen von Harnsäureabsonderung bei Insekten, in: SB. Ges. nat. Freunde Berlin, 1873, p. 138—142.
20. Hellins, J., On the colouring matter and on coccons of some of the silk-spinning Lepidoptera, in: Entomol. Monthl. Mag., Vol. 18, p. 260—261, 1881—1882.
21. Henneguy, L. F., Les Insectes, morphologie, reproduction, embryogénie, Paris 1904, p. 521.
22. Levrat, D. et A. Conte, Recherches sur les matières colorantes naturelles des soies de lépidoptères, in: Travaux Laborat. Etud. de la soie (Lyon), Vol. 11, p. 53, 1901—1902.
23. Petersen, Wilhelm, Zur Frage der Chromophotographie bei Schmetterlingspuppen, in: SB. naturf. Ges. Dorpat, Vol. 9, 1891, p. 232—270, 1892.
24. Poulton, E. B., The colours of animals, their meaning and use, especially considered in the case of insects. 2. ed. London 1890 (in: Internat. wiss. Bibl.).
25. —, An inquiry into the cause and extent of a special colour-relation between certain exposed lepidopterous pupae and the surfaces which immediately sourround them, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 42, 1887, p. 94—108. p. 108. Experiments upon the colours of the cocoon in *Saturnia carpini*.
26. —, in: Proc. entomol. Soc. London, 1887, p. L—LI.
27. —, ibid., 1888, p. XXVIII.
28. —, Furth experiments upon the colour-relation between certain lepidopterous larvae, pupae, cocoons, and imagines and their surroundings, in: Trans. entomol. Soc. London, 1892, p. 293—487, 2 tab., p. 446. D. Experiments upon the cocoons of Lepidoptera.
29. Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Vol. 1, Mém. 12, p. 502—503; Vol. 2, Mém. 7, p. 284—285.

30. Roesel, Insektenbelustigungen, Vol. 1, Nachtfalter, 2. Klasse, p. 44. (Nach Gerstäcker.)

31. Schawrow, N. N., Eine Bemerkung über die wilden exotischen Seidenspinner und über die Kokons der Lepidopteren, in: Nachr. Ges. Liebhaber Naturw., Anthropol. Ethnogr. L., Lief. 2. Sitzungsprot. Zool. Abt. d. Ges. I, Lief. 2, p. 412—430, Moskau 1888. Russ. (Nach P. Bachmetjew, Exper. entomol. Studien, Vol. 2, Sofia 1907, p. 316 u. 483.)

32. Standfuss, M., Handbuch der paläarktischen Grossschmetterlinge, 2. Aufl., 1896, p. 130—131.

33. Struve, Auftreten der harnsauren Salze in den Exkrementen und den Kokons der Seidenraupen, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1873, p. 61—63.

34. Urech, F., Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und an ihren Secreten, in: Zool. Anz., Vol. 13, 1890, p. 254—260, 272—280, 309—314, 334 bis 341.

35. Verson, E., Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen, in: Zool. Anz., Vol. 13, 1890, p. 558—559.

36. —, Zur Färbung der Lepidopterenkokons, ibid., Vol. 27, 1904, p. 397—399.

37. Villard, Jules, A propos d'une prétendue Chlorophylle de la soie, in: CR. Soc. Biol., Vol. 56, p. 1034—1036, 1904.

38. —, Chlorophylle et matière verte du cocon d'Yama-Maï, ibid., Vol. 61, p. 592—593, 1906.

39. Wheeler, William Morton, On the presence and absence of coccons among ants, the nest-spinning habits of the larvae and the significance of the black coccons among certain australian species, in: Ann. entomol. Soc. Amer., Vol. 8, p. 335, 1915.

40. Tutt, in: Entomologist's Record, Jan. 15, 1892, p. 9—12.

41. Bateson, William, On variation in the colour of cocoons of Eriogaster lanestris and Saturnia carpini, in: Trans. entomol. Soc. London, 1892, p. 45—52,

42. —, On variation in the colour of cocoons, pupae and larvae: further experiments, ibid., p. 205—214, I. The colour of the cocoons of Saturnia carpini [pavonia], p. 205—210.

43. Grabe, Albert, Plusia moneta F., in: Internat. entomol. Ztschr. (Guben), Vol. 14, 1920, p. 51—54.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 7.

Fig. 1. Drei weiße Kokons von *S. pavonia*, entstanden in tief schwarzer, trockener Holzwolle.

Fig. 2. Zwei braune Kokons von *S. pavonia*, entstanden in weißer, feuchter Holzwolle.

Fig. 3. Stück der Kokonschale von *L. quercus*, die Krystalle der MALPIGHI'schen Gefäße zeigend. Vergr.

Fig. 4. Noch nicht inkrustierter Seidenkokon von *L. quercus*.

Fig. 5. Aus dem After von *L. quercus* hervorgequollene cremefarbige Flüssigkeit, die Krystalle der MALPIGHI'schen Gefäße zeigend. Vergr.

Tafel 8.

Fig. 1. Zwei weiße Kokons von *S. pavonia*, entstanden in getrocknetem grünen Laub von Tamarisken.

Fig. 2. Eine Stelle des Seidenkokons von *L. quercus*, an der die Raupe den Seidenkokon zu inkrustieren beginnt. Links bereits inkrustiertes, rechts noch nicht inkrustiertes Seidengewebe. Vergr.

Fig. 3. Zerstückelte Spinndrüsen von *S. pavonia*, die sich auf einem Objektträger in der feuchten Kammer dunkelbraun gefärbt haben.

Fig. 4. Geöffnete spinnende Raupe von *L. quercus*, die mit cremefarbiger Inkrustierungsmasse angefüllten MALPIGHI'schen Gefäße zeigend.

Fig. 5. Zwei aus dem Seidenkokon (Taf. 7 Fig. 4) herausgenommene Raupen von *L. quercus*, die im Begriff waren, den Seidenkokon zu inkrustieren. Am Kopf und an den vordersten Beinen klebt cremefarbige erhärtete Inkrustierungsmasse. Bei der Raupe links hängt ein Stück von der Masse aus dem After heraus.

Fig. 6. Stück eines braunen Kokons von *S. pavonia*, auf das die Raupe die Darmflüssigkeit mit dem Inhalt der Malpighi'schen Gefäße entleert hat. Die kleinen Körnchen auf den Seidenfäden sind die Krystalle der Malpighi'schen Gefäße. Stark vergr.

Tafel 9.

Fig. 1. Heller Kokon von *L. quercus*, in trockener Atmosphäre entstanden.

Fig. 2. Dunkler Kokon von *L. quercus*, in feuchter Atmosphäre entstanden.

Fig. 3. Dunkler Kokon von *E. lanestris*, in feuchter Atmosphäre entstanden.

Fig. 4. Heller Kokon von *E. lanestris*, in trockener Atmosphäre entstanden.

Fig. 5. Gewöhnlicher, in feuchter Atmosphäre enstandener Kokon von *S. pavonia*.

Fig. 6. In einem mit schwarzem Papier ausgelegten Kasten, in trockener Atmosphäre entstandener Kokon von *S. pavonia*.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere

Bearbeitet von

Dr. CARL BÖRNER, Naumburg a. S.; Prof. E. BUGNION, Blonay s. Vevey; Dr. MARIE DAIBER, Zürich; Prof. W. GIESBRECHT †, Neapel; Prof. E. GÖLDI †, Bern; Prof. VALENTIN HAECKER, Halle a. S.; Prof. KARL HESCHELER, Zürich; Prof. ARNOLD LANG †, Zürich; Prof. M. LÜHE †, Königsberg; Prof. O. MAAS †, München; Dr. S. TSCHULOK, Zürich und Prof. J. WILHELMI, Berlin-Dahlem

Herausgegeben von

Arnold Lang †
Zürich

Fortgeführt von

Karl Hescheler
Zürich

Zweite bzw. dritte Auflage von Arnold Langs Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere.

Noch ehe Langs beliebtes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie abgeschlossen werden konnte, waren die erschienenen Abteilungen vergriffen. Unter diesen Umständen hat sich eine neue Auflage des ganzen Werkes auf veränderter Grundlage erforderlich gemacht, bei der das Erscheinen des Ganzen durch Heranziehung einer Anzahl von Mitarbeitern gesichert wurde. Für die Art der Behandlung der neuen Auflage, für welche Herausgeber und Verleger den neuen Titel „Handbuch der Morphologie" gewählt haben, ist den Herren Mitarbeitern möglichst enge Anlehnung an die Abteilungen Protozoa und Mollusca der zweiten Auflage anempfohlen worden, so daß eine weitere Darlegung der Tendenzen des Werkes unnötig erscheint.

Das Handbuch der Morphologie soll in 6 Bänden erscheinen und wird in Lieferungen ausgegeben.

Uebersicht über den Inhalt des ganzen Werkes und die bis Juli 1921 erschienenen 11 Lieferungen:

Erster Band: Protozoa. Liefg. 1, 2 u. 3. Mit 391 Abbild. im Text. (Des ganzen Werkes Lieferung 5, 6, 10.)

Inhalt: **Protozoa** (Urtiere). Von Prof. Dr. Max Lühe, Königsberg i. Pr. (S. 1—416 und Abbild. 1—391.)

Zweiter Band: Metazoa. Lieferung 1. Mit 90 Abbild. im Text. (Des ganzen Werkes Lieferung 1.)

Inhalt: 1. **Logisches und Methodisches.** Die Stellung der Morphologie im System der Wissenschaften und ihre Beziehungen zur Entwicklungslehre. Von Dr. S. Tschulok, Zürich. (S. 1—50.)

2. **Zeugungslehre.** Von Prof. Dr. V. Haecker, Halle a. S. (S. 51—196; mit 50 Abbild.)
3. **Allgemeine Lehre vom zelligen Aufbau des Metazoenkörpers** (Gewebelehre, Histologie.) Von Prof. Dr. Arnold Lang, Zürich. (S. 107—160, mit 34 Abbild.)
4. **Furchung und Anlage der primitiven Keimblätter.** Von Prof. Dr. Arnold Lang.
5. **Organbildung.**
6. **Ableitung der Haupttypen tierischer Organisation** (allgemeine Phylogenie).

Dritter Band: Coelenterata, Platodaria, Nemathelmia, Annelida u. a. Lief. 1. Mit 104 Abbild. im Text.

(Des ganzen Werkes Lieferung 3.)

Inhalt: 1. **Coelenterata.** Von Prof. Dr. O. Maas, München.
2. **Platodaria** (Plattiere). Von Dr. J. Wilhelmi, Berlin-Steglitz (S. 1—146 u. Abbild. 1—104.)
3. **Würmer.** Von Prof. Dr. K. Hescheler, Zürich.

Vierter Band: Arthropoda. 6 Liefg. (vollständig). VII, 748 S. gr. 8°.

(Des ganzen Werkes Lieferung 2, 4, 7, 8, 9, 11.)

Preis: Mk 80.—, in Halbleder geb. Mk 145.—

Inhalt: **Einleitung.** (S. 1.)
1. **Trilobita.** Von Dr. Marie Daiber, Zürich. (S. 2—8; mit 7 Abbild.)
2. **Crustacea.** Von Prof. Dr. W. Giesbrecht, Neapel. (S. 9—252; mit 356 Abbild.)
3. **Merostomata.** Von Dr. Marie Daiber, Zürich. (S. 253—268: mit 12 Abbild.)
4. **Arachnoidea** (sive **Chelicerota**). Von Dr. Marie Daiber, Zürich. (S. 269—350; mit 49 Abbild.)
5. **Potracheata (Onychophora).** Von Dr. Marie Daiber, Zürich. (S. 351—372, mit 19 Abbild.)
6. **Myriapoda.** Von Dr. Marie Daiber, Zürich. (S. 373—414; mit 30 Abbild.)
7. **Hexapoda. Insecta.** Von Prof. Dr. E. Bugnion, Blonay und Prof. Dr. E. A. Göldi, Bern. (S. 415—634; mit 42 Abbild.)
8. **Die Pantopoden** (Pycnogoniden). Von Dr. Marie Daiber, Zürich. (S. 635—643; 4 Abbild.)
9. **Die Tartigraden oder Bärtierchen.** Von Dr. Marie Daiber, Zürich. (S. 644—648; Abb. 1—7.)
10. **Die Gliedmaßen der Arthropoden.** Von Dr. Carl Börner, Naumburg a. S. (S. 649—696; Abbild. 1—57.) Figurenverzeichnis. Index. S. 697—748.

Register.

Fünfter Band: Mollusca.

Bearbeitet von Prof. Dr. **K. Hescheler,** Zürich.

Sechster Band: Echinodermen und Enteropneusten.

Bearbeitet von Prof. Dr. **Arnold Lang** u. Prof. Dr. **K. Hescheler,** Zürich.

Preis für Lieferung 1—8 (1912—1914): je Mk 15.—; Lfg. 9 (1920): Mk 5.—; Lfg. 10 u. 11 (1921): je Mk 15.—. Für die weiteren Lieferungen wird der Preis je nach Umfang einzeln berechnet.

Die angegebenen Preise sind die jetzt gitigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

BAND 38, HEFT 4

MIT 9 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 4 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhalt.

(Abt. f. Physiol., Bd. 38, 4)

Seite

Demoll, R., Über die Vorstellungen der Tiere. Mit 2 Abbildungen im Text 405

v. Frisch, Karl, Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insecten. Mit 7 Abbildungen im Text und Tafel 10—11 449

Brüel, L., Artumbildungs- und Variabilitätsstudien am Nervensystem von Firoloida kowalevskyi Vayss. (desmaresti). Mit Tafel 12—13 517

Jordan, H. J. und H. Begemann, Über die Bedeutung des Darmes von Helix pomatia. (Ein Beitrag zur vergleichenden und allgemeinen Physiologie der Resorption) 565

Titel und Inhalt zu Band 38.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise sind die jetzt giltigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich.

Schriften von

Karl v. Frisch

Ueber den Geruchsinn der Biene

und seine blütenbiologische Bedeutung

Mit 14 Abbildungen im Text

(Abdr. aus „Zoolog. Jahrbücher“, Abteil. für allgem. Zoologie u. Physiologie, Bd. 37)

238 S. gr. 8° 1919 Mk 33.75

Inhalt: Einleitung. 1. Erläuterung der Versuchstechnik und Entscheidung der Frage, ob sich die sammelnde Biene durch Blütendüfte leiten läßt. — 2. Das Unterscheidungsvermögen der Biene für verschiedene Düfte. — 3. Duft und Farbe. — 4. Das Gedächtnis der Biene für Duft und Farbe. — 5. Haben „geruchlose“, unscheinbare Blüten, welche von den Bienen stark besucht werden, einen für uns nicht wahrnehmbaren Duft? — 6. Der Honigduft. — 7. Die Riechschärfe der Biene (das „minimum perzeptibile“). — 8. Versuche mit Mischgerüchen. — 9. Die biologische Bedeutung des Blütenduftes. — 10. Versuche mit Riechstoffen, die bei chemisch verschiedener Zusammensetzung ähnlich duften. — 11. Dressur auf Lysol, Schwefelkohlenstoff, Skatol und Patchouliöl. Ein Beitrag zur Psychologie der Biene. — Rückblick. — Literaturverzeichnis. — Autoren- und Sachregister.

Der Farbensinn und Formensinn der Biene

Mit 12 Abbildungen im Text und 5 Tafeln

(Sonderabdruck aus „Zoologische Jahrbücher“. Abteilung für allgem. Zoologie u. Physiologie. Bd. 35)

188 S. gr. 8° 1914 Mk 39.—

Inhalt: Einleitung. 1. Nachweis des Farbensinnes. — 2. Beschaffenheit des Farbensinnes. — 3. Der Farbensinn der Biene und die Blumenfarben. a) Die Blumenfarben im allgemeinen. b) Der „Farbenwechsel“ der Blüten, „Kontrastfarben“ und „Saftmale“. c) Die „Lieblingsfarben“ der Bienen. — 4. Der Formensinn der Biene und seine Bedeutung beim Blumenbesuch. — 5. Mißglückte Dressurversuche mit unnatürlichen Formen; ein Beitrag zur Psychologie der Biene. — 6. Biologische Notizen. — 7. Die praktische Bedeutung eines farbigen Anstriches der Bienenstöcke; Versuche über die Orientierung der Bienen bei der Heimkehr in den Stock. a) Historisches. b) Eigene Versuche. c) Ratschläge für den Imker. — Zusammenfassung. — Anhang: Versuchsprotokolle zu Kapitel 1 und 2. — Literaturverzeichnis. Erklärung der Abbildungen Autorenregister. Sachregister.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Vorstellungen der Tiere.

Von

Prof. Dr. **R. Demoll.**

Mit 2 Abbildungen im Text.

I.

Mit dem 2. Heft des 1. Bandes der „Arbeiten zur Entwicklungspsychologie“ (herausgegeben von F. Krueger) hat uns H. Volkelt eine Abhandlung „Über die Vorstellungen der Tiere“ geschenkt, die außerordentlich geistreich und anregend geschrieben, auch das Interesse der Biologen in weitestem Maße beanspruchen darf.[1]) Mag man seinen Gedankengängen mit voller Zustimmung oder mit ablehnender Kritik folgen, immer wird die Lektüre dieses Buches dem Leser Genuß und Bereicherung bringen. Hier wird ein Bild der Vorstellungsseite der Tiere, insbesondere der Arthropoden vor uns entrollt überraschend und neuartig, aber auch klärend, und zwar klärend und belehrend auch für den, der Volkelt's extreme Auffassung nicht teilt.

Wie erscheinen dem Tier die Dinge seiner Umgebung? So fragt Volkelt und setzt hierbei voraus, daß den hier zu betrachtenden Tieren ein Bewußtsein zukommt. Welches Bild haben wir uns von der sog. objektiven oder Vorstellungsseite des Bewußtseins

1) Ähnliche Gedanken, wie wir in Volkelt's Buch begegnen, wurden auch schon von Thorndike 1911 entwickelt.

Smithsonian Institution MAR 21 1922 National Museum

dieser Tiere zu machen? Als objektive oder Vorstellungsseite gilt alles, was man im Einzelnen als Empfindung, Wahrnehmung und Vorstellung im engeren Sinne zu bezeichnen pflegt. Außerhalb dieses Begriffes und daher außerhalb der Betrachtung bleiben mithin die subjektiven Seiten im Bewußtsein, das sind die Gefühls- und Willen-artigen Bestandteile und ferner die schwer zu kategorisierenden subjektiv-objektiven (motorisch-visceralen) Empfindungen.

Volkelt geht von Einzelfällen aus, am liebsten von solchen, die er selbst beobachtet hat, und sucht in diesen nach Momenten, die geeignet erscheinen, etwas über das Vorstellungsleben des betreffenden Tieres auszumachen. Besonders fundamentale Bedeutung hat bei ihm die Beobachtung, die er an Spinnen machen konnte, die ich daher ausführlich wiedergebe.

Nachdem er zunächst an Beispielen das staunenswerte, erhaltungsgemäße Benehmen der Spinnen bei verschiedenen Konstellationen innerhalb des normalen Bereiches der Spinnenerlebnisse dargetan hat, erzählt er weiter: „Es fällt sehr bald auf, daß die Radspinne außerhalb desjenigen Gebietes ihres Netzwerkes, das mit konzentrischen Fäden bespannt ist, keine Raubzüge unternimmt, obwohl auch dort bisweilen, in dem unregelmäßigeren Netzwerk, sich ein Insect fängt. So sah ich öfter in dem Netzwerk, das dazu diente, die röhrenförmige Wohnung am Fensterrahmen zu befestigen, eine Mücke hängen, die nicht beachtet wurde. Ich ließ auch mehrmals dicht vor dem Eingang in die Wohnung, in der die Spinne lauerte, kleine Mücken vorbeikriechen, so daß sie dabei die Fäden, die zu der nahen Wohnung führten, sichtlich erschütterten. Die Spinne nahm indes keine Notiz hiervon. Der merkwürdigste Fall war aber folgender.

Ich ließ eine kleine Mücke von der Art, wie sie die Spinne damals fast ausschließlich fraß, geradezu in die Röhre, in der die Spinne lauerte, hineinfliegen; sie verfing sich ein paar Millimeter von den Vorderbeinen der Spinne entfernt in dem Netzwerk, mit dem die Röhre austapeziert ist, und suchte dort durch die gleichen Bewegungen, die jede Mücke macht, die sich draußen im Netz gefangen hat, loszukommen. Die Spinne hatte an diesem Tage erst eine Mücke gefangen, und dies war schon 8 Stunden her. Sie war also nachweislich hungrig. Dennoch reagierte sie auf die allernächste Nähe der Mücke gar nicht. Aber nicht genug. Die Mücke geriet bei ihren Versuchen loszukommen näher und näher an die Spinne heran. Daß sich die Spinne in durchaus reaktionsfähigem

Zustand befand, sehen wir daran, daß sie wie immer in der Lauerstellung, mit der Klaue des einen Vorderbeins in den Leitfaden, der zum Zentrum führt, eingreifend, diesen Faden straff gespannt hielt. Die Mücke stieß sogar schließlich an eben dieses Vorderbein der Spinne. Da schlug die Spinne mit den beiden Vorderbeinen nach ihr und zog sich ein wenig nach hinten zurück. Dies wiederholte sich, da die Mücke, allein in dem Bestreben vom Netzwerk loszukommen, in der Richtung auf die Spinne weiter vordrang. Schließlich geriet die Mücke — ein fast aufregender Anblick — unter die beiden von der Spinne etwas hochgehobenen Vorderbeine. In diesem Moment befand sie sich also dicht vor den Freßwerkzeugen des Ungeheuers. Die Spinne aber machte nur ein paar weitere halb zuschlagende, halb abwehrende Bewegungen und brachte hiermit die Mücke schließlich dazu, daß sie sich dem Ausgang der (ungefährlichen!) Räuberhöhle zuwandte. — Ich beobachtete den ganzen Vorgang, der mehrere Minuten dauerte, mit einer großen Lupe.

Da ich in dem eben geschilderten Hergang an keinem Punkte eingriff, gewinnt vielleicht noch ein ähnlicher Versuch, der ohne jene erste Beobachtung eines unbeeinflußten Vorgangs nicht überzeugend wäre, einen bestätigenden und ergänzenden Wert. — Ich ließ ein andermal eine Mücke von hinten in die Neströhre, in der die Spinne hungrig lauerte, hineinkriegen, und nachdem sie sich ins Fadenwerk der Nestwände verfangen hatte, ermunterte ich sie mit der Pinzette leise von hinten zum Vordringen in das Innere des Nestes. Die Spinne, von den Fühlern der Mücke am Hinterleib berührt, sprang erschreckt etwa einen Zentimeter voran, wandte sich dann rasch um und griff mit abwehrenden Schlägen der weit vorgestreckten Vorderbeine die Mücke heftig an. Diese, von mir von hinten sachte weiter angetrieben, drang indessen weiter vor, die Spinne wich kämpfend zurück; schließlich wandte sie den Rücken und zog sich (vom Netzwerk los) Schritt für Schritt vor der nachdringenden und durch mein Antreiben zugleich vorwärtsstrebenden Mücke weiter zurück. So ging die schrittweise Flucht der Spinne vor der Mücke schließlich aus dem Nest über den langen Leitfaden hin bis zum Zentrum des Netzes; dort kletterte die Mücke abseits in die Fäden des Netzes; erst dann, als der Rückweg frei war, begab sich die Spinne wieder in ihre Wohnung."

Obwohl sich bei diesen Handlungsbildern die Spinne demselben Objekt gegenüber befindet wie bei dem normalen außerordentlich

zweckmäßig angepaßten Benehmen (wenn nämlich dieselbe Fliege sich im Netz fängt), obwohl also beide Male ein Objekt gleichen Wertes für die Spinne vorhanden ist, so zeigt sie sich doch in dem von Volkelt beobachteten außergewöhnlichen Erlebnis der Situation durchaus nicht gewachsen. Dem weitgehendsten Angepaßtsein bei normalen Geschehen steht eine gänzliche Hilflosigkeit des Tieres gegenüber, sobald der Rahmen des Gewohnten überschritten wird.

Hier liegt der Angelpunkt der Volkelt'schen Anschauung über das Vorstellungsleben der Tiere. Um seine hier anknüpfenden Überlegungen voll würdigen zu können, müssen wir noch eine zweite Gruppe von Beispielen, auf die er sich stützt, anführen. Es handelt sich um das Benehmen der Bienen, denen man die Bienenhäuschen während ihrer Abwesenheit etwas verschiebt. Wir zitieren: „Unter Anderem hat Bethe diesen Versuch planmäßig variiert, indem er einen Bienenstock auf ein drehbares und zugleich auf einem geraden Geleise fahrbares Gestell aufsetzte. Wenn er den Stock in der Verlängerung der Richtung des Anflugs der Bienen um 50 cm zurückzog, so flogen alle heimkehrenden Bienen zunächst an die Stelle, wo sich zuvor das Flugloch befunden hatte, ehe sie nach einigen Kreisflügen den Stock fanden. Aber auch bei einer Rückverschiebung um einige Zentimeter entstanden bereits Stauungen in dem Anflug der heimkehrenden Bienen. Zog er den Stock gar um 2 m zurück, so bildete sich eine Wolke von Bienen an der Stelle, an der das Flugloch früher gewesen war. Oder, verschob er, wenn die Bienenstraße aus dem Flugloch steil zum Himmel anstieg, den Bienenstock in der Projektion der Bienenstraße ein Stück nach vorn, so sammelte sich die Wolke eben hinter dem verschobenen Stock an der Stelle des Luftraumes an, an der das Flugloch sich zuvor befunden hatte. Ähnliches erreichte er durch plötzliche Drehung des Stockes um 45 Grad. Die heimkehrenden Bienen flogen nun sämtlich zunächst auf die Ecke des Stockes, statt auf seine Mitte zu, in der sich das Flugloch befand." Zu den entsprechenden Ergebnissen kam v. Buttel-Reepen, wenn er die Höhenlage des Stockes um etwa 30 cm veränderte. Und durch einen sinnreichen Versuch desselben Forschers ist sogar erwiesen, daß die Biene einer noch viel geringeren Veränderung der Stelle des Einflugs in den Stock nicht sogleich sich anpaßt. Eine Biene, so berichtet v. Buttel-Reepen, gewöhnt sich unter normalen Umständen, das Flugloch stets an einer und derselben Ecke anzufliegen. „Pudert man eine an der äußersten rechten Ecke des Fluglochs einfliegende Biene, so wird man beobachten, daß

sie bei ungestörtem Anfluge stets wieder in gerader Richtung rechts anfliegt, selbst wenn das Flugloch nur noch 10 cm breit ist. Verstopft man dort das Flugloch auch nur in Zollbreite, so wird sie versuchen trotzdem gerade dort einzudringen und erst nach kurzer oder längerer Suche den noch offenen Teil finden."

Alle diese Tatsachen stimmen auffallend darin überein, daß eine nur geringe Ortsveränderung von Gegenständen, deren Lage im Raume das Verhalten der Tiere, insbesondere ihre Flugrichtung, bestimmte, genügt, um die Tiere in große Verwirrung zu bringen. Der Vogel, der zu dem verschobenen Nest, die Biene, die zu dem verschobenen Stock oder die Biene, die zu dem an „ihrer" Ecke verkleinerten Flugloch zurückkehrt — sie alle finden sich erst nach mehr oder weniger langem „Suchen" in die neue Situation. Diese Tatsachen scheinen also ganz besonders geeignet, unserer Gruppe unangepaßter Handlungen eingeordnet zu werden.

Man hat hierbei wohl zu beachten, daß die Bienen solches Verhalten zeigen, obwohl sich das entscheidende Objekt stets ihren Sinnen frei darbietet, und Volkelt schließt weiter, daß trotz alledem „sein Wert von dem Tier nicht erkannt wird" (von mir gesperrt; wie hier, so werde ich auch im Folgenden die wichtigsten Sätze, die in erster Linie kritisch zu prüfen sind, durch Sperrdruck hervorheben).

Schließlich sei hier noch ein Zitat gebracht, das „die sinnlose Starrheit der Abfolge der Handlungen einer Sandwespe dartut". „Die Sandwespe pflegt, wenn sie ihre Beute zu ihrer Höhle heimbringt, diese vor der Höhle zu deponieren, dann die Höhle zu visitieren und erst jetzt die Beute in die Höhle hereinzuholen. Entfernt man, während sie sich in der Höhle aufhält, die Beute ein kleines Stück weit, so wird sie zwar gefunden, aber nun nicht sogleich mit in die Höhle genommen, sondern aufs neue vor der Höhle deponiert, die Höhle wird aufs neue visitiert, und wiederholt man unterdessen den tückischen Streich, so beginnt derselbe Kreislauf von Handlungen aufs neue; so wurde im gegebenen Falle die Höhle von der armen Sandwespe 40 mal untersucht. Vorausgesetzt also, daß die Sandwespe den Befund nicht augenblicklich vergißt, können wir sagen, daß es hier der Vorstellung des von der Sandwespe soeben festgestellten Sachverhaltes nicht gelingt, die sinnlose Starrheit der Abfolge der Handlungen zu zerbrechen."

Vorauszusetzen ist in derartigen Fällen natürlich stets, daß Vorstellungen des betreffenden Sachverhalts auch wirklich existieren,

und daß ihre Wirkungslosigkeit nicht einfach durch ihre Nichtexistenz zu erklären ist.

An die vital bedeutsamen Vorkommnisse besteht demnach eine hohe Anpassung. Den vital indifferenten gegenüber tritt dagegen meist ein vollständiges Versagen des Tieres ein. Dieser Satz hat seine besonders weitgehende Gültigkeit, wie jeder Entomologe Volkelt bestätigen wird, für die ganz auf Instinkte eingestellten Insekten. Bei gleicher sinnlicher Zugänglichkeit des Objektes wird dieses einmal richtig gebraucht, genützt und ausgenützt, und das andere Mal bleibt es in seinem Wert ungewürdigt und ungenützt. Dort eine immer wieder bewunderte Anpassung, hier ein ebenso überraschendes völliges Versagen.

Damit tritt Volkelt in die eigentliche Aufgabe seiner Abhandlung ein, zu zeigen, wie diese ungleichmäßige Ausnützung des gegebenen sinnlichen Materials psychologisch zu erklären ist.

Ergibt sich bei gleichem sinnlichen Material so grundverschiedenes Verhalten, so muß dies auf der Art der Einordnung diess Materials in die Gesamtheit der übrigen Erlebnisse beruhen. Es müssen die komplexeren Eigenschaften der Wahrnehmung, also die Strukturen der Gesamtwahrnehmungen das ausschlaggebende Moment darstellen. Der Selbständigkeit des sinnlichen Materials hinsichtlich seiner Wirkung auf das Reagieren des Tieres, darf demnach eine zu hohe Bedeutung nicht zugesprochen werden.

Wie die Gesamtergebnisse, die sich im Bewußtsein der Spinne abspielen, sich voneinander unterscheiden, wenn die Fliege sich im Netz fängt und wenn sie ihr in der Höhle gegenübertritt, kann natürlich nicht untersucht werden. Nur die Erforschung der objektiven Seite dieses Bewußtseins kann in Angriff genommen werden. Wie diese sich in beiden Fällen voneinander unterscheiden, darüber etwas zu erfahren, versucht Volkelt in seine Auseinandersetzung.

Um uns nun besonders gewissenhaft zu informieren über die Auffassung von ihm, wollen wir die wichtigsten Sätze, mit denen er uns die objektive Vorstellungsseite des Tieres malt, wörtlich wiedergeben. Es würde aber seine Darstellung an Eindringlichkeit einbüßen, würden wir versäumen, mit seinen eigenen Worten auch die bisher allgemein übliche Auffassung hier anzuführen. Was er hierbei herauskehrte, es als das Wesentlichste bezeichnend, läßt schon seinen eigenen Standpunkt erraten und somit um so schärfer hervortreten.

Wir lesen p. 41: „Diese übliche Ansicht nun geht offenbar dahin, daß einem Tier — dem Hund, dem Pferd, dem Vogel — die Dinge seiner Umgebung, etwa die Häuser an der Straße, der Vogelkäfig und die Stube, genau so oder doch ganz ähnlich erscheinen wie uns selbst. Wir meinen dann, das Tier nimmt objektive Gebilde wahr, die sich ganz analog den Dingen unseres Weltbildes innerlich gliedern und nach außen gegeneinander abgrenzen, die konstant bleiben oder sich verändern, die sich verschieben und neue Konstellationen bilden. Wir meinen, die jeweilige Umgebung des Tieres erscheine dem Tier, ganz ähnlich wie uns die unsrige, in Konstanten von dinghafter Form gegliedert. Ebenso wie in dem entwickelten Bewußtsein die Fülle der objektiven Qualitäten an dinghafte Gebilde gleichsam aufgeteilt ist, so sei es auch im tierischen Bewußtsein. Bildlich und vorläufig ließe sich unser Erlebnis der Dinghaftigkeit des Wahrgenommenen etwa so beschreiben: Jeder dinghafte Komplex von Qualitäten, der eine Einheit bildet, hat gleichsam ein Zentrum, um das herum alle seine Bestandteile gruppiert sind, ein Zentrum, auf das alle seine Bestandteile irgendwie mittelbar oder unmittelbar bezogen sind. Halten wir dieses Bild einen Moment fest, so können wir sagen: die Welt, die wir erblicken, wenn wir die Augen öffnen, sie ist restlos verteilt an solche Zentra: alles was wir da sehen und hinzuvorstellen oder einfühlen — es ist gruppiert um solche Mittelpunkte. Wir öffnen nur die Augen, und schon sind, immer noch im Bilde gesprochen, unzählige Qualitäten zusammengeschossen zu lauter Dingen, wie die Moleküle einer Lösung zusammenschießen zu Kristallen. — Und nicht anders ist nach jener verbreiteten Anschauung für das Tier seine jeweilige Umgebung konstruiert. Sie erscheint ihm von ganz der gleichen Dinghaftigkeit.“ Und p. 44: „Wir formulieren diese übliche Ansicht vorläufig so: Auch das Tier besitzt Wahrnehmungen und Vorstellungen dingartiger Gebilde. Diese Wahrnehmungen und Vorstellungen tauchen, nicht anders wie es unsere Wahrnehmungen und Vorstellungen tun, im tierischen Bewußtsein bald auf, bald verschwinden sie und tauchen wieder auf, mit anderen Worten: sie figurieren gleichsam in dem Bewußtsein als konstante Gebilde — wenn auch nicht als Gebilde von absoluter, so doch von relativer Konstanz. — Wir können diese übliche Ansicht mit einem Worte bezeichnen als die Anschauung von der dinghaften Konstantenthaltigkeit des primitiven Bewußtseins.“

Volkelt geht dann zunächst so vor, daß er prüft, ob diese dinghafte Konstantenhaltigkeit des tierischen Bewußtseins mit dem oben

erwähnten verschiedenen Angepaßtsein ein und demselben Dinge gegenüber vereinbar ist. Mögen die vital bedeutsamen Dinge auch innerhalb des gewohnten Geschehens als dinghafte Komplexe im Bewußtsein auftreten, — ob dies anzunehmen ist, wird erst später untersucht —, hier gilt es zunächst zu entscheiden, ob sie auch außerhalb derselben als ungefähr die gleichen dinghaften Gebilde erlebt werden wie innerhalb.[1])

Reagiert die Spinne — dies ist zunächst zu prüfen — beide Male so verschieden auf die Fliege, weil diese in den verschiedenen Situationen jeweis eine Teilwahrnehmung von anderer Wirksamkeit hervorruft, oder deshalb, weil ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen Teilwahrnehmungen vorliegt?

Ein Apfel, der hoch am Baume hängt, veranlaßt uns zu anderen Reaktionen, eventuell überhaupt zu keinen Reaktionen, während ein Apfel auf dem Teller zu einem Zugreifen und Verspeisen führt. Ist deshalb für uns der Apfel auf dem Baum nicht trotzdem auch eine genießbare Frucht mit den gleichen generellen Eigenschaften wie der, den wir vom Teller nehmen? Gewiß. Und so haben wir uns nun zu fragen, kann das verschiedene Verhalten der Spinne gegenüber der Fliege in verschiedenen Situationen nicht etwa auch auf einer derartigen verschiedenen Wirksamkeit beruhen oder ist hier der verschiedene Effekt nicht doch auf einen tatsächlichen Unterschied dieser Teilwahrnehmungen zurückzuführen und dies, obwohl beide Male das gegebene sinnliche Material das gleiche ist?

Volkelt entscheidet die Frage wie folgt (p. 55): „Die Annahme, der Fliege entspreche in jenen zwei verschiedenen Situationen annähernd das gleiche dinghafte Gebilde in dem Spinnenbewußtsein, diese Annahme erweist sich aus ihren Konsequenzen als unhaltbar. Denn eine ganz unerhörte Ungereimtheit in der Struktur des Spinnenbewußtseins wäre die Konsequenz. Das eine Mal wären an dem Anblick eines Dinges, eben der Fliege, die Handlungen des Packens, Hereinholens und Fressens angeknüpft, das andere Mal aber an den Anblick des gleichen Dinges nur die Handlungen der Abwehr.

1) Nur um die Frage nach der tatsächlichen Gleichheit oder Ungleichheit, nicht aber um die Frage von Wiedererkennen und Nichtwiedererkennen handelt es sich hierbei.

Dies wäre eine unverständliche Disharmonie. Es wäre nicht begreiflich, daß im Spinnenbewußtsein das gleiche dinghafte psychische Gebilde, das der Fliege entspricht, es wäre nicht begreiflich, daß dieses für die Spinne wichtigste dinghafte Gebilde in einem engen Umkreis von Fällen zweckmäßig wirksam wäre, in allen anderen Fällen aber, in denen wir ähnliche Wirksamkeit erwarten, gar nicht oder vollkommen entgegengesetzt wirkte. Es wäre nicht verständlich, daß dieses allerwichtigste dinghafte Gebilde so ganz und gar nicht imstande sein sollte, für sich, in der ihm sonst eigenen Weise psychisch, wirksam zu sein, obwohl es doch eben ein relativ selbständiger dinghafter Komplex ist. Die ungefähre Gleichheit dieses dinghaften Gebildes in verschiedenen Fällen wäre ganz ohne jeden praktischen Wert. Sie wäre eine nur gleichsam für die theoretische Betrachtung bestehende Gleichheit. Dort wo die Fliege nicht verzehrt wird, hätte das ihr entsprechende dinghafte Gebilde gleichsam nur theoretische Existenz und durchaus nicht die ihm sonst nachweislich eigene praktische Wirkung. Wir kommen also zu dem Ergebnis: Im Spinnenbewußtsein wird die Fliege außerhalb eines ganz bestimmten Umkreises von Situationen nicht durch das gleiche dinghafte Gebilde repräsentiert wie innerhalb. Verallgemeinern wir dieses Ergebnis im Hinblick darauf, daß die Szenen des Spinnenlebens mit den anderen Tatsachen, die wir beschrieben haben, gerade in den Stücken übereinstimmen, auf die es hier ankommt, so dürfen wir sagen: im tierischen Bewußtsein ist das Auftreten des gleichen vital bedeutungsvollen dinghaften Komplexes auffallend eng begrenzt. Nur in einem sehr engen Umkreis von Situationen besteht Konstanz der dinghaften Gebilde. Darüber hinaus vermögen die objektiv gleichen Gegenstände das tierische Bewußtsein nicht mehr in der gleichen Weise zu modifizieren.“ (Das Gesperrte ist bereits von Volkelt im Sperrdruck hervorgehoben.)

Er führt weiter aus, daß auch nicht etwa durch einen erschreckenden und verwirrenden Einfluß der ungewohnten Situation eine verschiedene Wirksamkeit vorliegen könne. Auch hier ist es gut, einige Gedanken von ihm wörtlich wiederzugeben. Nachdem er von der Spinne gesprochen hat, fährt er fort, daß dieser Einwand vielleicht auch gegenüber den anderen früher zitierten Beobachtungen an Bienen usw. gemacht werden könnte, daß er aber auch dort keine Gültigkeit haben kann (p. 57).

„Und ähnlich ergehe es (— könnte man einwerfen —) den Tieren bei allen jenen von uns als ‚unangepaßt' zusammengefaßten Handlungen. Die Bienen z. B., die ihre Wohnung nicht mehr am alten Platze finden, seien hierdurch so vollkommen in Verwirrung gebracht, daß sie zunächst an dem alten Orte sinnlos umherirren. Indessen diese Auffassung verträgt sich offenbar nicht mit der Betrachtung der konkreten Situationen. Denn einmal bliebe es merkwürdig, daß dieser Effekt so lange andauert, daß keiner der folgenden Sinnesreize imstande ist, das Tier zu der gewohnten Stellungnahme zu dem Ding zu veranlassen. Die Spinne hatte jedesmal eine Zeit von mehreren Minuten Gelegenheit, die Fliege in der fremden Situation nun schließlich doch noch als Fliege zu behandeln. Die Bienen schwirren lange Zeit an dem alten Ort des Fluglochs umher. Und weiter: Warum suchen Vogel und Biene denn im Affekte immer zunächst genau den alten Platz auf, wenn sie doch schon ein Stück vorher die Änderung gewahren? Warum beginnen sie nicht auch gelegentlich einmal schon, ehe sie an dem Ort des Nestes oder Fluglochs angelangt sind, ihre Affekte zu äußern durch irrenden Flug? Und warum irren sie nicht auch einmal zunächst um den neuen Standort der Wohnung, der doch eine genau so merkwürdige, erschreckende Tatsache ist wie die Leere des alten Platzes? — Diese und ähnliche Fragen bleiben durchaus unbeantwortet für jeden, der meint, jene Tatsachen als Stauungserscheinungen erklären zu können. Schließlich aber spricht zwingend gegen jede derartige Auffassung eine Tatsache, die wenigstens bei den Bienen absolut deutlich ist: sie finden, wie man an ihren Bewegungen erkennt, am Ende die alte Wohnung durch — Zufall. Geraten sie auf den irrenden Kreisflügen um den alten Ort des Fluglochs zufällig einmal in die Nähe der Stelle, an der sich das Flugloch nunmehr befindet, dann eilen sie plötzlich hinein."

Jetzt erst treten wir in die Behandlung der entscheidenden Frage ein: Ist das tierische Umgebungsbild dinghaft oder nicht? Dieser Frage wird jetzt prinzipiell nachgespürt. Die Scheidung zwischen den Erlebnissen innerhalb und außerhalb des Gewohnten fällt weg, nachdem er dargetan hat, daß das verschiedene Verhalten eine dinghafte Konstanz in beiderlei Situationen ablehnen lassen muß. Volkelt sagt sich: ein Organismus, der nur auf einen bestimmten Umkreis von Situationen angepaßt sein soll, allen anderen Situationen aber gegenüber versagen darf, dennoch aber lebens- und konkurrenz-

fähig bleibt, ein solcher Organismus benötigt überhaupt keine Gesamtwahrnehmungen, die sich in der uns geläufigen Weise aus einzelnen dinghaften Komplexen zusammensetzen. So, um bei dem Beispiel von der Spinne zu bleiben, würde es für dieses Tier nur in den allerseltensten Fällen von Vorteil sein, wenn die Fliege als eine vom Netz loslösbare, isoliert existierende Vorstellung erlebt würde, wenn also die Fliege im Vorstellungsleben der Spinne eine dinghafte verselbständigende Abgrenzung fände. Wird das Überflüssige einer solchen Abgrenzung zugegeben, so ist aber auch gemäß dem empirischen, immer wieder bestätigten biologischen Sparsamkeitsprinzip anzunehmen, daß ein derartiges Gegliedertsein der objektiven Seite des tierischen Bewußtseins in dinghafte Teilkomplexe sich nicht entwickeln konnte. So gelangt er zu dem Ergebnis: „Die Gesamtwahrnehmung des Tieres ist nicht in einzelne dinghafte Komplexe gegliedert."

Läßt sich dies schon für die vital bedeutsamen Objekte nachweisen, so hat es erst recht seine Bedeutung für die vital indifferenten Dinge. Was hier über die Wahrnehmung gesagt ist, trifft auch für die Vorstellungen zu, soweit solche im Tierreich nicht nur als reproduktive in die Wahrnehmungen eingeschmolzene, sondern auch als relative selbständige Gebilde bestehen. Hier beruft er sich auf die Versuche, die mit der Sandwespe angestellt wurden, und findet, daß die eventuelle Existenz eines dinghaften Teilkomplexes der Vorstellung ohne den zu erwartenden Einfluß auf die Handlung des Tieres bleibe, daß man daher auch hier das Existieren eines solchen sinnlichen Gebildes in Frage ziehen muß. Wären die Höhle und der in der Höhle gemachte Befund dinghafte Gebilde in der Vorstellung der Sandwespe, so hätte sie anders handeln müssen; das immer wiederkehrende Untersuchen der Höhle hätte nicht wirkungslos bleiben dürfen.

Mit dieser negativen Feststellung über die objektive Vorstellungsseite der Tiere bereitet sich das Positive, das den zweiten Teil des Buches ausfüllt, vor. Wird die dinghafte Konstanz geleugnet, so wird doch die Existenz von Konstanten im tierischen Bewußtsein zugegeben und gefordert. Welcher Art diese Konstanten aber sind, dies wird jetzt näher ausgeführt und gipfelt in dem Satz, „daß das primitive Tun nicht durch dinghaft abgegrenzte Teile und Glieder der Gesamtheit des Gegebenen be-

herrscht wird, sondern durch diese Gesamtheit selbst. Nicht das Einzelding, sondern nur die Gesamtsituation gewinnt Einfluß auf die Reaktion des Tieres. „Es herrscht und es entscheidet das Ganze, nicht das Einzelne."

Es fehlen dem Tier Dingvorstellungen, wie sie dadurch charakterisiert sind, daß einmal eine Summe von Bestandteilen zu einem Ding im weitesten Sinn zusammenschießen und weiter dadurch, daß diese Summe dann etwas über eine unorganisierte Summe Hinausgehendes, etwas vollständig Neues, Organisiertes darstellt. Zusammengeschlossenheit von Qualitäten zum einheitlichen Komplex und damit korrelativ verknüpfte Abgegrenztheit dieses Komplexes und ferner Organisiertheit oder Gegliedertheit des Komplexes, die Grundeigenschaften der dinghaften Konstanten, spricht demnach Volkelt den Tieren ab. Dinghafte Gegliedertheit und Abgegrenztheit werden schließlich in einem Wort als „Geformtheit" zusammengefaßt und somit dem Tier eine „Ungeformtheit seiner objektiven Inhalte" (76) zugesprochen.

Diese Ungeformtheit im primitiven Bewußtsein könnte nun zweierlei Art sein. Sie könnte darin liegen, daß die nicht organisierte Summe von Einzeldaten eines Gesamteindruckes als ein Beieinander elementarer Qualitäten bestehen bleibt, ohne Unter- und Überordnung und auch ohne Bindung zu einer Ganzheit, die aus lauter einander koordinierten Teilen besteht. Gesamteindruck wäre demnach für ein solches kaleidoskopisches Aggregat von Empfindungselementen bereits ein kaum mehr zulässiger Ausdruck, da er ein „mehr" als nur eine Summe erwarten läßt. Volkelt spricht von „atomistischen" Empfindungsqualitäten. Wir werden den Ausdruck beibehalten, obwohl die Atome als nicht selbständig existierende Gebilde diesen Vergleich nicht ganz glücklich erscheinen lassen.

Diese Möglichkeit aber wird von Volkelt abgelehnt, da dinghafte Elementarempfindungen nach ihm nur da auftreten können, wo das Bewußtsein über dinghafte Formung verfügt. Da dies bei dem Tier nicht zutrifft, so kann „die Vorstellungsseite des tierischen Bewußtseins — nicht eine Summe von Elementarempfindungen sein" (p. 81). Die Entwicklung war nicht eine derartige, daß erst die Unzahl elementarer Qualitäten entstand und erst hinterher ein Inbeziehungtreten desselben zu Einheiten höherer Ordnung stattfand; vielmehr ist anzunehmen, daß die Art und Weise dieser Organisation und die Art der Bildung dieser Einheiten, dieser Gesamtheiten oder Kom-

plexe in ihrem wesentlichen Charakter den Weg der Entwicklung aufweisen.

So bleibt nur die zweite, bereits oben in kurzen Worten umrissene Möglichkeit. Bei einem völligen Mangel an Gesondertheit der Einzelqualitäten und einem ebenso völligen Mangel der Gegliedertheit der Gesamtqualitäten bestehen für die Tiere jeweils nur Gesamtkomplexe von einheitlichen Qualitäten. Diese Qualitäten, wenn auch ungegliedert und diffus, dürfen doch als Komplexqualitäten bezeichnet werden, als Komplexqualitäten, die durch ihre hohe Strukturlosigkeit ausgezeichnet sind. Sie allein sind beim Tier wirklich, phänomenologisch wirklich. Glieder und Teile desselben existieren für das Tier nicht. Und so faßt Volkelt zusammen (p. 90): „Der Zusammenhang von Eindruck und Handlung des Tieres besteht nicht darin, daß dem Auftreten eines dinghaften Komplexes die Handlung zugeordnet ist; auch nicht darin, daß sie dem Auftreten einer atomistischen Sinnesqualität zugeordnet ist; sondern: an das Auftreten bestimmter viel umfassender Komplexqualitäten oder gar alles, auch die motorisch-viszeralen und die emotionalen Inhalte, umfassender Gesamtkomplexqualitäten sind die Handlungen des primitiven Organismus angeschlossen. Das ist nach unserer Meinung das Geheimnis des Zusammenhangs von Eindruck und Handlung im primitiven Bewußtsein. Das ist das psychologische Innere der seltsamen Verhaltungsweisen primitiver Lebewesen. Das ist die Lösung der schwierigen Widersprüche, in die sich, wie ich glaube, jede andere Interpretation der primitiven Handlungsverläufe verwickeln muß."

Nachdem dieses Ergebnis gewonnen ist, wird von diesem Standpunkt aus nochmal die ganze Frage aufgerollt: wie es nun mit der Vorstellungsseite des Tieres bestellt ist, wie sich das Angepaßtsein und Unangepaßtsein unter diesem Gesichtswinkel begreifen läßt, welche Anschauung wir uns nun von der Entwicklung der Vorstellungsseite des Bewußtseins zu bilden haben, kurz welches die Leistungsfähigkeit seiner Hypothese in den verschiedenen Fragen ist.

Hatte Volkelt bisher die „Vorstellungsseite" der Tiere in einen scharfen kaum überbrückbaren Gegensatz zu der des Menschen gebracht, so weist er jetzt darauf hin, daß dies Verfahren zunächst im Interesse der Eindringlichkeit gefordert wurde, daß er aber weit entfernt ist, bei den erwähnten Tieren eine absolute Strukturlosig-

keit ihrer Komplexqualitäten anzunehmen, da er damit jede Eigenschaft des primitiven Bewußtseins leugnen würde, die zur Fortentwicklung desselben unerläßliche Voraussetzung ist. Es sollten zunächst nur die beiden Endglieder der Kette in der Bewußtseinsentwicklung markiert werden. Ausgehend von dem geschilderten primitivsten, noch rein gefühlsartigen Zustand der Vorstellungsseite führt das allmähliche Einsetzen von Formung und Gliederung zu einer langsamen Zersetzung der Komplexqualitäten. Bei verschieden hochstehenden Tieren wird das Dominieren der Komplexqualitäten ein verschiedenes sein, bei allen wird es sich um ein nur relatives Dominieren handeln können (p. 93). „Durch diesen ihren relativen Charakter liefert uns unsere Theorie sonach auch ein allgemeines Bild des Fortgangs der Entwicklung der Vorstellungsseite des Bewußtseins vom Tier zum Menschen. Als Grenze, gleichsam als Urzustand des Bewußtseins wird jenes Stadium zu bezeichnen sein, indem es eine einzige Totalkomplexqualität ist, die alle Inhalte umfaßt. Auf tierischer Stufe, denen wir bisher die Tatsachen entnahmen, wird bereits eine gewisse Differenzierung dieser Komplexqualität eingetreten sein. Sie ist aber nach unseren allgemeinen Ausführungen zu dem Begriff der Komplexqualität nicht in der Weise zu denken, daß die eine ursprüngliche Komplexqualität in mehrere zerfällt, sondern während sie weiter fortbesteht, beginnen sich ihre Unterbestände zu neuen, ihr untergeordneten Komplexqualitäten zusammenzuschließen usf., bis endlich die alten, allumfassenden Gesamtqualitäten den jüngeren, enger umgrenzten, die Herrschaft überlassen und selber als überflüssige Gebilde absterben, während sich die jüngeren allmählich voneinander sondern, sich verdichten und sich gliedern, kurz sich in der Richtung auf die Entstehung der hochgeformten Dinghaftigkeit unseres Weltbildes hin entwickeln. So etwa würde sich im Zeichen des Begriffs der Komplexqualität die schöpferische Differenzierung und die schöpferische Synthese bei der Entstehung der Vorstellungsseite des menschlichen Bewußtseins darstellen."

Und nun, nach dieser Klarstellung, wird geprüft, inwieweit diese Auffassung die eigentümliche Dissonanz zu erklären vermag, wie sie in dem wunderbaren Angepaßtsein und dem völlig versagenden Nichtangepaßtsein uns entgegentritt.

Die Zuordnung bestimmter Reaktionen und bestimmter Komplexqualitäten, die jeweils einer charakteristischen Gesamtsituation entsprechen, ist der Angelpunkt, will man das verschiedene Verhalten

der Tiere verstehen. Nur Gesamtsituationen entscheiden, nicht einzelne Teile. Diese sind nicht irrelevant, auch sie wirken, aber eben nur insofern, als sie den Charakter der Gesamtsituationen mitbestimmen. „Die Partialänderung der Situation äußert sich im Bewußtsein nur als Totaländerung“ (p. 96). Das Tier vermag sonach nur dann erhaltungsgemäß auf Teilereignisse zu reagieren, wenn der betreffenden Totalsituation eine entsprechende Reaktion zugeordnet ist; ist jedoch die durch das Teilereignis geschaffene Totalsituation als Auslösungsreiz irgendeiner spezifischen Reaktion nicht vorgesehen, so wird das Tier diesem Ereignis gegenüber, in Wahrheit dieser Gesamtsituation gegenüber völlig versagen müssen. Ob aber eine Zuordnung vorgesehen ist oder nicht, das entscheidet die vitale Bedeutsamkeit der gegebenen Situation.

Es bleibt dann weiter zu fragen, wie es kommt, daß auf der einen Seite oft einem breiten Bereich von Sachverhalten jeweils die gleiche Reaktion zugeordnet ist (Abwehrbewegungen der Spinne gegen Tiere, die sich ihr in der Höhle näherten), andrerseits feinste Änderungen der Totalsituation mit jeweils verschiedenen Handlungen verknüpft sind.

In jeder Komplexqualität gibt es führende, tonangebende Teilqualitäten. Stimmen mehrere an sich differente Komplexqualitäten hinsichtlich ihrer führenden Teilqualität überein, so führen sie alle zu der gleichen Reaktion. Sind bei großer Ähnlichkeit der Komplexqualitäten diese dominierenden Teilqualitäten verschieden, so wird ihr Effekt auch ein verschiedener sein. Diese tonangebenden Teilqualitäten entsprechen den vital bedeutsamen Ereignissen und Objekten innerhalb einer Gesamtsituation.

Das Verhalten der Spinne, der Ameisen und Bienen wird dann nochmals unter diesen Gesichtspunkten betrachtet — auf die hier erörterten Beispiele werden wir noch zurückkommen — und führt zu dem Ergebnis (p. 105—106): „Die Komplexqualität nimmt im primitiven Bewußtsein — trotz ihrer Strukturarmut — geradezu die Stelle ein, an der im entwickelten Bewußtsein die logische Verarbeitung des Gegebenen steht. Sie ermöglicht im primitiven Bewußtsein oft so reich differenzierte Verhaltungsweisen, daß es zunächst so aussieht, als vollzöge das Tier eine logische Verarbeitung, als nähme es ‚Rücksicht‘ auf die einzelnen ‚Bedingungen‘ je nach ihrer Konstellation. Erst

die Annahme der primitiven durchaus vorlogischen Synthese einer Mehrheit von Umständen zu spezifischen Komplexqualitäten und die Annahme der Verbindung bestimmter Handlungen mit diesen bestimmten Komplexqualitäten gibt uns, und zwar mit einem Schlag, die Möglichkeit, die Tatsachen als Tatsachen eines primitiven Bewußtseins zu verstehen. So ist die Zuordnung einer bestimmten Handlung zu einer bestimmten, viele Umstände zumal umfassenden Komplexqualität das eigentliche Geheimnis der hohen Angepaßtheit des Tieres, sie ist der Trick des differenzierten Verhaltens primitiver Lebewesen."

Schließlich wird noch dargetan, daß sich die neue Auffassung auch fruchtbar erweist für die Erklärung der „undifferenzierten" angeborenen Instinkte sowie der individuellen Entwicklung der Instinkte und der produktiven Leistungen der Tiere.

Handelt ein Tier ohne vorausgegangene Erfahrung das erste Mal mit vollendeter Sicherheit, so können wir uns die angeborene Handlung an diffuse, aber dennoch spezifische Komplexqualitäten gebunden vorstellen und wir müssen uns dies vorstellen, da das Tier nur über einen „völlig unanalysierten Haufen von Sinnesdaten" verfügen kann. Dies aber ist die hinreichende Bedingung für die Existenz strukturarmer, aber dennoch spezifischer Komplexqualitäten.

Auch in der Veränderlichkeit mancher Instinkte, die Einengung und Erweiterung der den Instinkt auslösenden Reize findet Volkelt eine Stütze für seine Anschauung.

Nur einige Beispiele seien erwähnt. Junge Hühnchen nehmen zunächst keine größeren Insecten an. „Es besteht angeborene Scheu und Mißtrauen gegen jedes größere Etwas, das sich auf die Vögel zubewegt, oder ihnen zugeworfen wird" (Morgan, p. 54). Größe und Bewegung sind hier bestimmend. Ähnlich wirkt Neuheit, Fremdartigkeit. Ein paar Hühnchen fürchteten sich vor einem 10 cm messenden Faden. Als sie einen großen Käfer erblickten, der auf dem Rücken lag und alle Beine von sich spreizte, gaben sie die Alarmnote (Morgan, p. 54, 55). Hier ist immer das Detail gleichgültig und nur eine von diesem relativ unabhängige abstrakte Eigenschaft maßgebend (Größe, Bewegung, Fremdheit usw.). So könnte man Gefahr laufen, die von uns als objektiver Reiz erkannte abstrakte Eigenschaft der Dinge nun auch als im Bewußtsein der Tiere den subjektiven Reiz darstellend, anzusprechen. Aber weder darf man annehmen, daß abstrakte Momente der dinghaften

Gebilde noch abstrakte Momente der Komplexqualitäten den abstrakten Eigenschaften des objektiven Sachverhalts entsprechen. Der Instinkt knüpft hier nicht an ein abstraktes Moment des Eindrucks an, sondern an den konkreten Gesamteindruck selbst (p. 112). „Freilich mag immerhin z. B. der Bewegtheit des Objekts bereits die ‚Kontur' (Krueger) eines primitiven wenig gesonderten Teilkomplexes entsprechen. Aber diese Kontur eines Unterbestandes ist doch zugleich und vor allem das führende, tonangebende Moment des Ganzen, und wir sprechen dieser Unterkontur die gesonderte psychische Wirksamkeit, wir sprechen ihr das Recht auf selbständige Assoziation ab. Unmittelbar wirken auch hier nur die Gesamtkomplexqualitäten; nur durch diese hindurch wirken mittelbar auch die Momente. Nur bemerken wir hier, daß die Momente nicht immer als ungesonderte Teile, sondern bereits selbst als Teilkonturen gedacht werden müssen. — Demnach läßt sich die Gleichheit der Reaktion auf objektiv gleiche abstrakte Eigenschaften der Dinge hier so erklären: die Gesamteindrücke sind zwar verschieden, aber ähnlich, und zwar stimmen sie in dem tonangebenden Moment überein. Dies genügt, so viel ich sehe, wie in den früher behandelten Fällen, so auch hier, die Gleichheit der Reaktion auf objektiv ungleiche Ereignisse zu rechtfertigen; denn wie es nun weiter möglich ist, daß mit nur ähnlichen Eindrücken die gleiche Reaktion verbunden ist, das ist nur für den Assoziationspsychologen ein Problem, der in dem Vorurteil befangen ist, es seien in der Seele einzelne Vorstellungen deponiert und mit anderen einzelnen Vorstellungen verknüpft; das ist nur für denjenigen ein Rätsel, der sich gegen die Ansicht sträubt, daß an reiche Gattungen von Eindrücken ärmere Gattungen von Verhaltungsweisen gebunden sind, und zwar gebunden sind, ohne daß aus den Eindrücken gleicher Gattung erst die allgemeinen abstrakten Momente herausgesondert werden müßten. Ich glaube, diese Verknüpfung einer Gattung von Qualitäten mit Gattungen von Handlungsimpulsen, also mit Gattungen anderer Qualitäten, ist ein wesentlicher Zug der psychischen Verbindungen, der sie von aller mechanischen Verbindung himmelweit unterscheidet."

Junge Hühnchen picken zunächst nach allen möglichen Dingen, nach genießbaren und ungenießbaren. Schlechte Erfahrungen, die sie hierbei machen, führen zu einer Einengung der das Picken auslösenden Reize. Der widerliche Geschmack einer Raupe bewirkt,

daß ihre Art ein zweites Mal verschmäht wird. Der Geschmack ändert also das Erlebnis „Raupe"; nicht nur aber diese Stelle des Gesamterlebnisses, sondern mit ihm zugleich das ganze Gesamterlebnis selbst.

Auch hier muß man Volkelt wörtlich hören, um die Brauchbarkeit seiner Auffassung in diesen speziellen Fällen richtig einschätzen zu können (p. 117). „Vor der üblen Erfahrung, beim ersten Erblicken einer *Euchelia*-Raupe, traten die eigentümlichen Merkmale der *Euchelia*-Raupe gar nicht hervor, weil überhaupt bisher die differenten Merkmale der „kleinen Gegenstände", auf die das Hühnchen pickt, in der Gesamtqualität jeweils nur als sehr untergeordnete Momente enthalten sind und keine Rolle spielen. Nun aber werden durch die Wahrnehmung des schlechten Geschmacks und durch die heftige Abkehr die Merkmale der *Euchelia*-Raupe plötzlich ins Licht gerückt, weil mit dem unangenehmen Gesamterlebnis, also einem neuen, fremdartigen und intensiven Gesamterlebnis, notwendig seine Teilmomente höhere Energie erhalten. So kommt es, daß auf bisher gänzlich zurücktretende Momente der *Euchelia*-Raupe und auch der anderen „kleinen Gegenstände" Licht fällt, und diese Energie bleibt diesen Momenten für die Folgezeit bewahrt. So werden gleichsam durch Rückwirkung der Gesamterlebnisse auf ihre Teilmomente neue Komplexqualitäten geschaffen: die *Euchelia*-Raupe „unterscheidet" sich von nun an von anderen kleinen Gegenständen; genauer: sie ruft eine Komplexqualität hervor, durch deren führende Momente die eigentümlichen Merkmale der *Euchelia*-Raupe vertreten werden, so daß nunmehr die Eindrücke von dieser Raupe und anderen kleinen Gegenständen „spezifisch" unterschiedene Gesamterlebnisse darstellen. — Bietet sich demnach in einem folgenden Zeitpunkt eine *Euchelia*-Raupe wiederum den Augen des Hühnchens dar, so knüpft sich keineswegs assoziativ an eine dinghafte Wahrnehmung ein dinghaftes Bild des üblen Geschmacks und an dieses die Reaktion der Abkehr, sondern mit einem Male ist jenes frühere markante Gesamterlebnis wieder da."

Aus all dem zieht Volkelt nochmal den Schluß, daß dem Tier Vorstellungen im engeren Sinn, wenn auch nur nicht-dinghafte Vorstellungen, nicht zukommen.

Hieraus läßt sich nicht nur der Gegensatz zwischen Angepaßtsein und Nichtangepaßtsein, sondern auch der zwischen Lernenkönnen und Nichtlernenkönnen verstehen. Auch die produktive Verknüpfung früherer Erfahrungen beim Tier ist unter diesen Gesichtspunkten zu betrachten und er meint, daß das Auftreten produk-

tiver Verwertung früherer Erfahrung davon abhängig ist, inwieweit aus der gegenwärtigen Situation ein Gesamterlebnis erstehen kann, das ähnlich ist dem, das früher schon die Reaktion auslöste, die jetzt zweckmäßig wäre. Die tonangebenden Teilerlebnisse spielen auch hierbei eine ausschlaggebende Rolle.

Schließlich wirft die Erkenntnis der Beherrschung des geistigen Lebens der Tiere durch Komplexqualitäten auch ein Licht auf die oft erstaunlich hohe Gedächtnisleistungen mancher Arten. Besonders ist hierbei an das Ortsgedächtnis der Bienen, der Brieftauben u. a. gedacht. Während wir uns in unserem Gedächtnis „mühsam von Glied zu Glied" weitertasten müssen, findet das Tier insofern eine Erleichterung, als es ein Ganzes, nicht eine Menge Teile aufnimmt. Sie nehmen „optische Melodien", „melodieartig aufrollbare Komplexqualitäten" auf, wo wir darauf achten müssen, die Einzeleindrücke in richtiger Ordnung zu bewahren.

So tritt uns das Gedankengebäude Volkelt's, das uns die Vorherrschaft der Komplexqualitäten verkündet bei allem, was nicht Kulturmensch ist, als ein geschlossenes, neuartiges, mit Geist und Umsicht errichtetes Werk entgegen.

II.

Man mag noch so willig der genußreichen Ausführung Volkelt's folgen, ganz ohne Bedenken wird man den von ihm geforderten Weg nicht durchlaufen. Man wird wohl hier und da sich zu Einwänden aufgefordert fühlen, wenn Volkelt das Verhalten der Spinne nur auf dem einen Weg erklären zu können glaubt. Man wird weiter von den Beispielen zu den prinzipiellen Fragen übergehen und auch dort wohl finden, daß manches gegen diese Auffassung vorgebracht werden kann.

Auch wir gehen hier aus von dem Beispiel von der Spinne und fragen uns: ist das eigentümliche Verhalten des Tieres gegenüber der Fliege, die ihr außerhalb des Radnetzes entgegentritt, nicht noch auf andere Weise zu erklären? Versetzen wir uns in die Lage der Spinne. Es ist ihr angeboren, ein kompliziertes Fangnetz anzufertigen und weiter besitzt sie angeboren die verschiedenen Griffe und Kniffe, um eine Beute, die ins Netz gelangt, ohne sich in Gefahr zu bringen, zu überwältigen. Und nun tritt ihr ein Tier, das ihr im Netz schnell zur Beute wird, außerhalb des Netzes entgegen. Einmal müssen wir zugestehen, daß der Spinne ihre beste Waffe unter solchen Umständen fehlt. Und andrerseits: könnte nicht

vielleicht das Beutetier bewehrt sein? Könnte es nicht einen Stachel besitzen, den sie nicht zu fürchten braucht, solange sich der Kampf im Netz abspielt. Wie, wenn die Spinne gegen die Fliege auch außerhalb des Netzes aggressiv vorgeht, wird sie es dann nicht auch gegen manche der Fliege nicht so sehr unähnliche solitäre Biene tun? Und wie wird dann der Kampf für die Spinne enden? Ist also nicht doch vielleicht die „Wirksamkeit" des Objekts in beiden Fällen eine verschiedene?

Mit diesen Fragen ist bereits eine andere Erklärungsmöglichkeit skizziert, wenn auch nicht die, die mir selbst die gegebene zu sein scheint. Immerhin ließe sich wohl denken, daß ein Tier, das ein so extremer Spezialist ist im Gebrauch einer so vorzüglichen Waffe, wie es das Netz darstellt, daß ein solches Tier von jedem Kampf absteht, wenn ihm die Hauptwaffe fehlt. Es ließen sich genügend Analogien aus dem Leben des Menschen aufweisen.

Die richtige Erklärung für das Benehmen der Spinne scheint mir jedoch die zu sein: der Nahrungserwerb der Spinne ist ein typischer Instinkt, der nur von einem ganz bestimmt gearteten Reiz ausgelöst wird. Fehlt dieser Reiz, so kann die Instinktkette nicht ablaufen, das Tier kann somit auch nicht ein anderes attackieren, sondern sich nur passiv, defensiv demselben gegenüber verhalten. Denn die Spinne tötet nur innerhalb ihrer typischen, instinktmäßig festgelegten Nahrungserwerbreaktionen, sonst nicht.

Dies soll zunächst ausgeführt und begründet werden.

Wenn die Spinne in ihrem Versteck auf Beute lauert, hält sie den „Signalfaden" in den Klauen der Vorderbeine. Es scheint nun, daß die den Gesamtinstinkt ausmachende Kette von Reflexen nur durch den einen Reiz ausgelöst wird, der in einer bestimmt gearteten Schwingung des Signalfadens besteht. Tritt dieser Reiz auf, so beginnt die Kette abzulaufen, das Tier begibt sich nach der Mitte und läßt sich von dort durch weitere Tastreize bis zum Ziel hinführen. Erst wenn die Tastsensationen sie erwarten lassen, daß sie sich in allernächster Nähe des Objekts befinden muß, erst dann läßt sie sich auch durch optische Reize leiten.[1]) Würde sie schon von Anfang an den Augen vertrauen, so müßten häufig kleine Blättchen, ein Stückchen Rinde, oder zuweilen auch eine schon umsponnene Beute die Spinne täuschen und zur Attacke veranlassen.

1) Es ist also irrig, wenn Volkelt sagt (p. 412 zitiert), daß an den Anblick der Fliege die Handlung des Packens geknüpft sei. Der springende Punkt ist eben, daß der Tastreiz allein instinktauslösend wirkt.

Dies wird vermieden dadurch, daß die Kontrolle, d. h. die Auslösung des Instinkts einzig und allein an bestimmte Tastreize geknüpft ist.

Dabei ist die Instinktkette verschieden, je nachdem der Reiz die lauernde Spinne, oder die eine Beute aussaugende Spinne trifft. Dort sofortiges Hervorstürzen, hier erst Versorgen der Beute in der Nähe der Höhle und dann erst Vorgehen zum Angriff. Es liegen also zweierlei Instinkte vor. Die Reizwirkung ist demnach eine abhängige. Lauerstellung bedingt die eine, Beschäftigung mit einer Beute die andere Reaktion.

Nun könnte man sehr wohl sagen, diese Bedingtheit der Reizwirkung durch größere oder geringere Teile der Gesamtsituation spreche eben für Volkelt's Auffassung. Aber in solchem Maße bedingt ist schließlich jeder Reiz in seiner Wirkung. Ein Glas Wasser läßt uns verschieden reagieren, je nachdem wir sehr durstig sind oder nicht, und doch wird man nie daraus folgern wollen, daß dem Glas in unserem Erleben eine dinghafte Abgegrenztheit nicht zukomme, nur weil seine Eindrücke und gewisse viszerale Gefühle in eine den Reizeffekt bestimmende Beziehung zueinander treten. Ebensowenig aber darf man aus dem verschiedenen Verhalten der Spinne bei gleichem Reiz einen solchen Schluß ziehen.

Das Staunenswerte in der Anpassung, das Starre und Unabänderliche, das nicht auf fremde Situationen Übertragbare, all das ist typisch für die Instinkte. Dabei werden die meisten, so wie auch dieser Instinkt, von einfachsten, ganz bestimmten Reizen ausgelöst. Der geregelte Ablauf wird weiterhin dadurch garantiert, daß jeweils die momentane, energetische Situation, soweit sie sich auf die Instinktreaktion bezieht, maßgebend ist für das Kommende. Es ließen sich aber beliebig viele Beispiele anführen, wo der Teil, der sich auf die Instinktreaktion bezieht, einen minimalen Bruchteil der Gesamtsituation darstellt, dennoch aber allein maßgebend ist und in keiner Weise durch die 99 Proz. ausmachende übrige Gesamtsituation bestimmt wird. Wie soll die Wirkung von Komplexqualitäten da vorliegen, wo das Jagdrevier nicht wie bei der Spinne ein örtlich eng begrenztes ist? Die Libelle, die auf Beute lauert, stürzt sich auf alles Jagdbare, wenn es nur über und nicht unter ihr fliegt, gleichgültig, ob sie die kleine Mücke zwischen Tannenzweigen, gegen den freien Himmel, an der Mauer eines Hauses fliegend oder sonstwo sieht. Das winzige Bildchen von dem kleinen Beutetier auf der Retina und wohl etwas Hungergefühl, das sind die beiden Voraussetzungen für die Auslösungen des Jagd-

instinktes, alles übrige hat keinen Einfluß. Sollte es bei der Spinne anders sein, nur deshalb, weil sie vom Netz nicht loskommen kann, und daher Beute und Netz, also ein größerer Teil der Gesamtsituation mitspricht?

Heben wir zunächst nicht darauf ab, ob in der Vorstellungsseite des tierischen Bewußtseins dinghafte Konstanten vorkommen, sondern fragen wir uns allgemeiner, welcher Art ist das gegenseitige Inbeziehungtreten der Effekte der eine Gesamtsituation ausmachenden Teilreize im Ablauf der Instinktreaktionen, so ist es nicht überflüssig, eine Exkursion in ein Gebiet von Geschehnissen zu machen, die zwar als Instinkte nicht mehr angesprochen werden können, wohl aber mit diesen außerordentlich viel Ähnliches aufweisen, Ähnliches, das in einer Wesensverwandtschaft beider Reaktionsgruppen bedingt ist.

Die Entwicklung eines Tieres aus dem Ei bis zum fertigen Organismus als einen instinktähnlichen Ablauf aufzufassen, ist uns allerdings noch wenig geläufig. Wir nehmen zwar unbedenklich Reaktionen des Embryos aus dem Entwicklungsgang heraus und bezeichnen sie als Instinkte, ohne zu beachten, daß dieser Trennung Prinzipielles gar nicht zugrunde liegt. Wenn die junge Raupe aus dem Ei schlüpft, so ist dies ein Instinkt; wenn ihre Haut platzt, so sehen wir hierin einen ontogenetischen Vorgang, in den Windungen des Körpers aber, die zu einem völligen Abstreifen führen, wieder einen Instinkt. Wenn die Raupe vor der Verpuppung sich zusammenzieht, in bestimmter Stellung sich festsetzt, den Kopf eingezogen usw., so werden wir schon nicht mehr leichthin zu entscheiden vermögen, ob hier Instinkt oder Entwicklung vorliegt. Die Sachlage aber ist wohl die: Das prinzipielle Geschehen ist beidemale das gleiche. Es liegen Reaktionsketten vor, die beidemal in gleicher Weise, durch einen auslösenden Reiz angestoßen, durch die jeweils gegebene Situation den Reiz für die nächstfolgende Situation ergeben. Der Unterschied ist der, daß das einemal die Reaktionen sich auf Umbildungen und Wachstum beziehen, daß diese Reaktionen ein langsames Tempo einhalten und daher eine schnelle Vermittlung von Erregungen nicht nötig machen, die Beanspruchung des Nervensystems also überflüssig wird. Das andere Mal dagegen handelt es sich um Bewegungen, die viel schneller in die Erscheinung tretend als Wachstums-, Faltungs-, Umbildungs- usw. Vorgänge, die Mithilfe des Nervensystems nicht entbehren können, umsoweniger, als diese

Reaktionen zum größten Teil in einer viel größeren Abhängigkeit von äußeren Faktoren stehen als jene.

So wird man zu der Ansicht gelangen müssen, daß die Instinkte gar nicht prinzipiell an Nervenzentren geknüpft sein müssen, und vielleicht bei manchen Tieren (Polypen, Adamsien usw.) vielleicht auch gar nicht daran geknüpft sind, gleichgültig, ob sie in ihren Auswirkungen zentripedal verlaufende Fasern benutzen oder nicht. Ebenso wie die Direktiven in der Ontogenese von den Kernen aller möglichen Nichtnervenzellen ausgehen, ebenso könnte dies auch für die Instinkte der Fall sein. Nur das Bedürfnis nach vielgestaltiger Verwertung der Außenbedingungen (mithin nach der Entstehung von komplizierten Sinnesorganen) und nach schnellem Ablauf der ganzen Reaktionskette hat die Instinkte an die Zentren geknüpft. Ganz unabhängig ist hiervon die Frage, ob die Instinkte, nachdem sie an die Zentren gebunden sind, durch ihren Ablauf die Zentren in irgendwelcher Form in Mitleidenschaft ziehen.[1])

Wenn wir demnach in dem Entwicklungsgeschehen die primitivste Kettenreaktion erblicken dürfen, so wird es besonders schwerwiegend sein, wenn sich erschließen läßt, daß selbst hier die Gesamtheit aller Reize nicht eine ungegliederte, diffuse, nur als Ganzheit eine selbständige Qualität besitzende Totalerregung liefert, sondern daß auch hier abgegrenzten Reizen abgegrenzte Erregungen mit typischen Qualitäten entsprechen, Qualitäten, die andererseits aber auch nicht in ihrer selbständigen Begrenzung — einander nicht berührend und beeinflussend — „atomistisch" nebeneinander existieren.

---

1) Es wäre wohl irrig, wollte man annehmen, daß lediglich die aufgeführten Zweckmäßigkeitsmomente die Instinkte an die Nervenzentren gekettet haben. Alle Zentren zeigen eine „imperialistische Tendenz" sowohl anderen, weniger großen (physiologisch) Zentren gegenüber, als auch gegenüber den in den Geweben unabhängig von den Zentren ablaufenden Erregungsvorgängen. Weshalb wird die Nierensecretion nervös und zwar durch fördernde und hemmende secretorische Nerven geleitet? Zeigt es sich doch (ASHER), daß die jeder Innervation beraubte Niere noch alles Können besitzt, um dem Organismus richtig zu dienen. Andere Organe haben, nachdem sie in den Bann des Nervensystems geraten sind, von ihren Fähigkeiten eingebüßt, so daß sie, plötzlich wieder auf sich selbst gestellt, mehr oder weniger versagen. Sie alle aber haben sich wohl nicht dem Einfluß der Zentren untergeordnet, um so dem Organismus besser zu dienen, sondern sie wurden das Opfer der imperialistischen Tendenz der Zentren, unabhängig von Vorteil oder Nachteil, der dem Ganzen hieraus erwuchs.

Schon mehrfach sind die typischen Fälle „doppelter Sicherung“ nach verschiedener Richtung hin erörtert worden. Sie verdienen auch hier Interesse. Die Kaulquappe stemmt den Ellenbogen der vorderen Extremität gegen den Kiemendeckel. Dieser gibt nach, es entsteht ein Loch, durch das die Extremität hervortreten kann. Wird die Entwicklung der Extremität durch Exstirpation verhindert, so entsteht das Perforationsloch aber trotzdem.

Es gibt bei den Amphibien Übergänge von solchen Arten, bei denen die Linse des Auges sich selbst zu entwickeln vermag über solche, bei denen zur Selbstdifferenzierung auch eine Einwirkung des Augenbechers hinzutritt, bis zu Arten, bei denen die Linse in ihrer Entstehung ganz abhängig ist von dem Einfluß des Augenbechers.

Bei einer Gruppe von Holothurien entstehen Kalkgebilde in paarweiser Anordnung, je eine Platte und ein Anker zusammen. Nun wird die Bildung der Platte vollständig beherrscht von dem in der Entwicklung vorausgeeilten Anker. Eine anormale Lage des Ankers verfehlt seine bleibende Wirkung nicht auf die Platte. Fehlt jedoch der Anker völlig, so zeigt die Platte die Fähigkeit, sich an andere Wegweiser haltend, dennoch den normalen Entwicklungsgang einzuschlagen.

In all diesen Fällen läßt sich ein Reizwechsel beobachten. Der Druck des Ellbogens auf den Deckel war das Ursprüngliche. Allmählich haben die Zellen gelernt, daß zur Zeit, in der ein beliebiger Reiz x vorhanden ist, der Druck von seiten des Ellbogens einsetzt und die Zellen zum Wachsen bringt. Das Gleichzeitige dieses verursachenden und des irrelevanten x-Reizes bot bereits die Möglichkeit eines „assoziativen Induktionswechsels“ (Becher, 1912, Zool. Jahrb., Festschr. Spengel).

Im gleichen Sinne wirkte das Herannahen des Augenbechers an die Epidermis jeweils zu der Zeit, da die Linse sich zu bilden und abzuschnüren im Begriffe stand.

Auch die Platte mag wohl ursprünglich die Fähigkeit zu selbständiger Entwicklung allein besessen haben, und erst das Gewöhnen an den nachbarlich gelegenen Anker und dessen Bildungszellen ließ die Entstehung der Platte in den Bann des Ankers gelangen, ohne aber, daß hier das ursprüngliche Können der Platte bereits dadurch verloren gegangen wäre.

Dieser assoziative Reizwechsel ist es nun, der uns hier besonders beschäftigen muß.

Bezeichnen wir den Reiz, der in den Bildungszellen der Platte selbst entsteht und ihre selbständige Entwicklung ermöglicht mit *A*, den Reiz, der vom Anker ausgeht, und heute, über jenen dominierend, die Plattenentwicklung beherrscht, mit *B*, so haben wir uns nun zu überlegen, welcher Art die gegenseitigen Beziehungen dieser Teilreize (jeder der beiden Reize kann wieder einen Komplexreiz darstellen) sein mußten, wenn eine solche Vertretbarkeit sich auf assoziativer Basis entwickeln konnte.

Zunächst läßt jede Assoziationsmöglichkeit beider Reize es als ausgeschlossen erscheinen, daß ihre Erregungen in „atomistischer" Selbständigkeit und gegenseitiger Unbeeinflußbarkeit nebeneinander existieren.

Aber auch ein Zusammenschießen sämtlicher, die Totalsituation ausmachender Teilerregungen zu einem ungegliederten, diffusen Komplex kann uns nicht erkennen lassen, wie ein zunächst indifferenter Reiz *B*, der stets gleichzeitig mit *A* auftritt, schließlich herausgehoben wird aus seiner Bedeutungslosigkeit und einen festen Zusammenhang zu den bisher von *A* ausgelösten Reaktionen gewinnt.

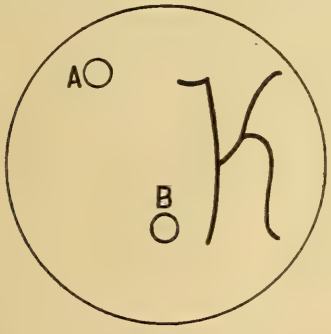


Fig. A.

Fig. B.

Wie sollte aus der in sich homogenen Komplexqualität, die wir mit *K* bezeichnen wollen (Fig. A) innerhalb welcher der Reiz *A* nach Volkelt nur wirksam sein kann als Bestandteil der Gesamtheit, wie sollte da die Wirkung einer unabgegrenzten Teilerregung sich auf eine andere ebensowenig individualisierte, ebensowenig begrenzte Teilerregung übertragen. Wie sollte das möglich sein, wo doch diesen beiden Erregungen spezifische, eigene Qualitäten gar nicht zukommen, wo doch Volkelt selbst sagt, er spricht diesen Unterkonturen „die gesonderte psychische Wirksamkeit — das Recht auf selbständige Assoziationen ab" (p. 113).

Um diese Schwierigkeit wird Volkelt auch nicht dadurch herumkommen, daß er den Teilreiz *B* als tonangebend annimmt und nun

schließt, daß nicht tonangebende Teilreize nur wirken können, insofern als die Gesamtsituation wirkt, daß aber die Gesamtsituation schließlich durch einen tonangebenden Teilreiz in ihrem Effekt ersetzbar ist. (Der tonangebende Reiz ist in der Fig. B durch Strahlung markiert.)

So ließe sich allerdings ein Übergang der Reizwirkung von *A*, in Wirklichkeit von *K* auf *B* verständlich machen. Nun liegen aber die Dinge hier so, daß ein Ausfall des Reizes *B* (Ausfall des Ankers) den Reiz *A* in vollem Umfang zur Wirkung kommen läßt. Dies heißt aber nichts anderes, als daß die Komplexqualität, in der der Teilreiz *B* als „tonangebend" angenommen werden müßte, nun doch noch dasselbe zu leisten vermag, wenn ihr tonangebender Reiz ausfällt. Hier sehe ich keine Möglichkeit mehr, wie die Volkelt'sche Auffassung noch gerettet werden könnte.

Gilt es aber schon für die primitivsten instinktartigen Vorgänge, für die Geschehnisse mnemischer Natur, daß die Erregungen einerseits miteinander in Beziehung treten können und gegebenenfalls (bei Regulationen) insgesamt miteinander in Beziehung treten [1]) (und so eine atomistische Auffassung unmöglich machen) andererseits aber auch eine auf Abgegrenztheit beruhende Individualisierung zeigen, so müßten wir um so mehr erstaunt sein, bei den an die Zentren gebundenen Funktionen, bei der Vorstellungsseite des Bewußtseins der Tiere ein primitiveres Verhalten der Einzelerregungen konstatieren zu müssen. Unerwartet müßte dies uns auch insofern sein, als durch die willkürliche Auswahl der von seiten der Außenwelt möglichen Reize durch Bau und Qualität der Sinnesorgane eine Betonung der Individualität und der scharfen Umgrenzung der Erregungen gefördert wird.

Das Beispiel von der Spinne wurde oben schon besprochen und es wurde dort gezeigt, daß die hohe Angepaßtheit und das gänzliche Versagen darauf zurückzuführen ist, daß es sich um einen fix und fertig angeborenen Instinkt handelt, der wie alle typischen Instinkte starr und unabänderlich, weil unabhängig von Erfahrung, nur von einem bestimmten Reiz ausgelöst werden kann.

Ein Hühnchen, dem die Henne das Trinken nicht vormacht, wird nur dadurch zum Trinken veranlaßt, daß der Schnabel zufällig

---

1) Die regulatorischen Vorgänge, die sich bis in ihre Einzelgeschehnissen nach der Ganzheit des Gegebenen richten, genügen schon, um einen isolierten Bestand der Einzelerregungen nicht annehmen zu lassen.

mit der Flüssigkeit in Berührung kommt. Man kann es in eine Pfütze stellen und es wird vor Durst umkommen, wenn es nicht zufällig nach einem Gegenstand auf den Boden pickt und dabei den Schnabel benetzt. Ein ganz bestimmtes, individualisiertes und abgegrenztes Erlebnis, die Naßempfindung am Schnabel ist also erforderlich; die ganze übrige gleichzeitig gegebene Erregungsmasse ist gänzlich gleichgültig. Das Versagen des Hühnchens und das der Spinne fordert demnach durchaus nicht die Annahme von Komplexqualitäten als wirksame Momente, es erklärt sich in völlig anderer Weise und vermag im übrigen eher gegen als für die Volkelt'sche Auffassung zu sprechen.

Es sollen in Kürze auch die übrigen Beispiele, die Volkelt anführt, besprochen, hierbei aber zunächst nur darauf hingewiesen werden, daß in all diesen Fällen nichts vorliegt, was zu der Annahme Volkelt's wirklich zwänge, daß überall noch andere Erklärungsmöglichkeiten vorliegen.

Wir haben ausführlich die von Bethe und v. Buttel-Reepen ausgeführten und von Volkelt in seine Betrachtung einbezogenen Versuche mit Bienen wiedergegeben. Wurde der Bienenstock nur ein Weniges (einige Zentimeter) zurück verschoben, so flogen bereits die Bienen nicht mehr direkt ein, sondern sie stauten und sammelten sich zunächst an der Stelle, an der vorher die Öffnung sich befand. Volkelt meint, daß das Benehmen nur durch ein Nicht-Wiedererkennen des Stockes zu erklären sei und daß das Nicht-Wiedererkennen bestimmte Schlüsse über die Vorstellungen dieser Tiere zu ziehen gestatte.

Man stelle sich nun vor, daß ein Mensch, der sich auf dem üblichen Wege nach Hause begibt, das freistehende Gebäude um einige Meter zurückgerückt findet. Wird sich der Mensch in diesem Falle „ungestört" hineinbegeben oder wird er nicht erst stutzen und stehen bleiben, erstaunt und mißtrauisch zugleich. Er wird stehen bleiben, da wo bisher sein Haus gestanden hat, statt direkt auf dieses zuzulaufen; er wird stehen bleiben, obwohl er das Haus sieht und obwohl er es sofort wiedererkennt. Obwohl er sein Haus dinghaft festhält, ist ihm doch das Staunenswerte der gelöste Zusammenhang mit der alten Umgebung. Und nie wird man aus der Erwartung des betr. Menschen, sein Haus in bestimmter Umgebung zu finden, die dinghafte Isoliertheit der Vorstellung von seinem Haus anzuzweifeln sich versucht fühlen, ebensowenig wie man aus seinem Benehmen auf ein Nicht-Wiedererkennen schließen würde. Warum

aber soll sich das Tier weniger an die Stabilität toter Objekte (insbesondere des Nestes) unseres Planeten gewöhnt haben? Der Mensch geht zunächst auf die alte Stelle zu, nicht aus einer Überlegung heraus, auch nicht, weil er dort das Haus sucht und das verschobene Haus nicht wiedererkennt, sondern weil es ihn „treiben" würde, den Platz des ungewohnten Vorkommnisses näher in Augenschein zu nehmen. Und von dem Tier darf man nicht erwarten, daß es, schneller gefaßt als der Mensch ohne Zaudern in seine Behausung eilt.

Nun hat Volkelt besonders darauf hingewiesen, daß das Benehmen der Tiere nicht etwa auf eine momentane, durch die Nestverschiebung hervorgerufene Verwirrung zurückgeführt werden dürfe. Die Tiere sollen ihre Wohnung schließlich durch Zufall finden. Soll dieser Zufall auch da schon das Entscheidende sein, wo der Stock nur um wenige Zentimeter zurückgeschoben wurde? Vermögen auch in diesem Falle schon die Bienen ihren Stock nicht mehr wiederzuerkennen, obwohl er noch innerhalb der gleichen Umgebung steht, nur in dieser etwas verschoben? Ist durch diese geringfügige Verschiebung die Komplexqualität Stock und Umgebung schon zu einer anderen geworden, die nicht mehr gleichsinnig zu wirken vermag? Volkelt muß dies annehmen, da auch in diesem Falle bereits ein Stauen an der alten Fluglochstelle eintritt. Dann aber, wie werden tonangebende Teilreize beschaffen sein müssen, wenn in diesem letzteren Falle das Stockbild nicht tonangebend ist und daher die beiden nahezu identischen Komplexqualitäten in ihrer Wirkung nicht homophon werden läßt. Wenn hier die vitale Bedeutsamkeit des Nestes diesem Teil innerhalb der Ganzheit der gegebenen Reizsituation nicht eine Sonderstellung, eine dominierende, tonangebende zuzuweisen vermag, wo sollte es dann möglich sein.[1])

---

1) Legen wir uns die Frage vor, wie es wohl möglich ist, daß die Bienen so geringe Verschiebungen ihres Hauses wahrzunehmen imstande sind, so dürfen wir hier wohl in erster Linie den Grund darin sehen, daß Umgebung und Nest nicht isoliert, sondern in ihrer gegenseitigen Lagebeziehung aufgenommen werden. Dies wäre auf verschiedene Weise möglich. Einmal nach der von Volkelt aufgestellten, von uns nicht vertretenen Weise, indem Nest und Umgebung gar nicht als Einzelheiten, also gar nicht dinghaft, zu wirken imstande sind. Ferner aber kann die Sache so liegen, daß es eben gerade die Beziehung der beiden dinghaften Konstanten ist, die von dem Tier aufgefaßt wird, daß demnach eine gegenseitige Beziehung besteht, die die Existenz dinghafter Gebilde zur Voraussetzung hat. Im zweiten Fall würde aber das Benehmen der Bienen

„Geraten sie auf den irrenden Kreisflügen um den alten Ort des Flugloches zufällig einmal in die Nähe der Stelle, an der sich das Flugloch nunmehr befindet, dann eilen sie plötzlich hinein." Was der ganze Stock in dem etwas geänderten Gesamtkomplex nicht vermag, das muß also hier doch schließlich einem Teil des Stockes, der Fluglochpartie zugesprochen werden. — Da die Facettenaugen ein panoramisches Sehen bedingen, die Tiere sich außerdem ständig während des Fluges vor dem Stocke drehen und wenden, so kann natürlich nicht daran gedacht werden, daß die Bienen jetzt nur die Fluglochumgebung, nichts weiter, sehen.

Das Gebahren der Sandwespe vor der Höhle soll „die sinnlose Starrheit der Abfolge der Handlungen" dartun, die nach Volkelt nur in der Wirksamkeit von Komplexqualitäten ihre Erklärung findet. Er schreibt wörtlich (p. 66): „Waren die Höhle und der Befund, den die Sandwespe in der Höhle macht, dinghafte Gebilde in der Vorstellung der Sandwespe, so müßte sie anders handeln, als es tatsächlich der Fall ist. Sie würde nicht beliebig oft sich so benehmen, als hätte sie die Höhle gar nicht inspiziert." Umgekehrt aber dürfen wir auch schließen: wenn die Sandwespe die mehrfache Inspektion der Höhle schließlich zu berücksichtigen und den Ablauf der Reaktion dementsprechend zu modifizieren vermag, so kann von einem Mangel dinghafter Gebilde im Vorstellungsleben dieser Tiere nicht mehr gesprochen werden. Derartige Beobachtungen liegen aber vor und zwar verdanken wir sie demselben Autor Fabre, von dem auch die oben zitierten Aufzeichnungen stammen. (Nicht Romanes, sondern Fabre hat diese Versuche mit der Sandwespe gemacht.) So lesen wir bei Fabre (in: Souvenirs Entomologiques (1), 13. Éd., Paris 1912, Études sur l'instinct et les moeurs des insects) (p. 92): „L'année d'aprés, en temps opportun, je visite le même point.

L'erreur allait s'aggravant, lorsqu'une bonne fortune me met

---

gerade auf den entgegengesetzten Typus der Vorstellungsseite hinweisen. Selbstverständlich kann es sich hierbei nicht darum handeln, daß die Biene diese Beziehung als solche erfaßt, daß sie also die Beziehung konstatiert, sondern nur darum, daß für den wandernden Blick die beiden Objekte Stock und Umgebung (für jeden Punkt, an dem sich die Biene befindet) eine bestimmte Folge von Bildern aufweisen.

Angesichts der Bedeutung, die der Blickwanderung beim Auftreten von sachlichen Bezügen, sowie bei der Entstehung dinghafter Gebilde in der Vorstellung zukommt, wären systematische Untersuchungen niederer Tiere nach dieser Richtung hin erwünscht.

en présence d'une autre colonie de Sphex dans un canton éloigné du premier. Je recommence mes essais. Après deux ou trois épreuves dont le résultat est pareil à celui que j'ai si souvent obtenu, le Sphex se met à califourchon sur le Grillon, le saisit avec les mandibules par les antennes et l'entraîne immédiatement dans le terrier. Qui fut sot? ce fut l'expérimentateur déjoué par le malin hyménoptère. Aux autres trous, qui plus tôt, qui plus tard, ses voisins éventent pareillement mes perfidies et pénètrent dans leur domicile avec le gibier, au lieu de s'obstiner a l'abandonner un instant sur le seuil pour le saisir après. Que veut dire ceci? La peuplade que j'examine aujourd'hui, issue d'une autre souche, car les fils reviennent à l'emplacement choisi par les aieux, et plus habile que la peuplade de l'an passé. L'esprit de ruse se transmet: il y a des tribus plus habiles et des tribus plus simples, apparemment suivant les facultés des pères. . . . Pour les Sphex, comme pour nous, l'esprit change avec la province."

Auch dieser Fall muß uns wieder ermahnen vorsichtig zu urteilen über die Einförmigkeit von Reaktionen. In anderen Fällen, wo es sich nicht um komplizierte Instinkte handelt, wird diese Monotonie häufig erst eine sekundäre sein. Auf der Basis mannigfaltiger Potenzen erhalten sich und erhärten und erstarren oft nur einige wenige, die den speziellen Lebensbedingungen besonders entsprechen, und vermögen so den Eindruck hervorzurufen, als hätten von Anfang an nur ärmliche, spärliche Reaktionsmöglichkeiten bestanden. Würden wir bei den Tieren alle Reaktionspotenzen zur Entfaltung bringen können, die Armut ihrer Reaktion würde nicht mehr eine so auffallende sein. Ich erinnere hier an den weit im Tierreich verbreiteten Lichtrückenreflex (v. Buddenbrock), der schließlich auch nur eine spezielle an das Himmelslicht angepaßte und allmählich erstarrte Äußerung einer allgemeinen optischen Orientierung ist. Bei morphogenetischen, physiologischen wie auch psychologischen Geschehnissen ergibt sich dasselbe: Sie greifen aus der Fülle von Potenzen einige heraus, sie zu realisieren. Würden von vornherein als diese Prozesse schon auf einen bestimmten Weg festgelegt sein, so wäre dies wohl das sparsamere, bei dem ständigen Milieuwechsel aber auch das weniger brauchbare Verfahren. Die Beachtung dieser Tatsachen wird von vornherein einer Auffassung, wie sie Volkelt entwickelt hat, weniger Raum geben.

Ebensowenig wie die von Volkelt besonders in den Vordergrund gestellten Beispiele, vermögen die zahlreichen übrigen die

Unentbehrlichkeit der Volkelt'schen Auffassung zur Erklärung des Verhaltens der Tiere darzutun.

Kommt ein Hühnchen auf den Hühnerhof und findet statt der gewohnten Futterschüssel eine von anderer Farbe aufgestellt, so mag sehr wohl damit für das Tier ein vollkommen neues Gesamterlebnis gegeben sein. Ebenso, wenn zwar die Futterschüssel die gewohnte ist, wenn aber neben dieser ein Käfer auf dem Rücken zappelnd liegt oder wenn statt diesem ein längerer Faden das Hühnchen in Erregung versetzt. Mag auch in all diesen Fällen durch das Neuartige des Details das Totalerlebnis zufolge seines Zusammenhangs mit seinen Teilen ebenfalls als neuartig bezeichnet werden dürfen, so wird der Unbefangene doch viel eher so urteilen, daß der Teil nicht erst auf dem Umwege durch die Gesamtheit zu wirken vermag, nachdem er dieser seinen Stempel aufgedrückt hat; viel eher würde man sagen, daß die verschiedenen Detail verschieden zu wirken vermögen, obwohl die Hauptmasse des Totalerlebnisses die gleiche ist und obwohl diese eine entgegengesetzte, nämlich eine gleichmachende Wirkung auszuüben sich bestrebt. Also nicht durch, sondern trotz des Zusammenschlusses aller Einzelheiten zu Komplexen vermögen diese spezifisch zu wirken, da sie innerhalb jeder Gemeinsamkeit ihre Individualität, ihre dinghafte Abgegrenztheit bewahren.

Wie sollte ohne diese ein am Boden ruhig liegender Faden einen Totaleindruck zu einem anderen machen? Es kann bei dem Hühnchen nicht die Größe des Retinabildchens sein, die entscheidet, ob ein Teilbild das Ganze zu einem neuen macht oder nicht. Eine Kiste oder sonst ein größerer Gegenstand auf den Hühnerhof gebracht, erregt derartige Tiere weniger als ein Faden. Sie laufen dicht an der Kiste vorrüber ohne weiter Notiz davon zu nehmen. Man wird sich leicht sagen können warum. Der Faden rangiert zunächst in der Kategorie „Genießbares", die Kiste dagegen nicht, sie ist hierfür zu groß. Deshalb vermag dort das Neue des kleinen Retinabildchens eine Wirkung hervorzurufen, die hier dem größeren Bildchen versagt bleibt. Also tonangebend, das gibt den Ausschlag für die Reaktion. Der Faden ist in der Komplexqualität tonangebend, die Kiste nicht. Ebenso wie der Faden, ist es der zappelnde Käfer und ebenso die in der Farbe veränderte Futterschüssel. Ist es aber auch der gewohnte Futternapf? Er ist es sicher nicht. Wäre er tonangebend, so dürfte ein neben ihm liegender Käfer nicht im Effekt in die Erscheinung treten.

Durch diese Überlegung, durch jede Beobachtung im Freien, sowie durch das Experiment wird man stets dasselbe erfahren, nämlich, daß „tonangebend“ nur solche Teilerlebnisse sein können, auf die ein Eingestelltsein des Tieres besteht, die also, wie Volkelt ausführt, vital bedeutsam sind. Innerhalb dieser Kategorie kann aber in einer Komplexqualität unter Hunderten von Teilerlebnissen jedes einzelne die Führung an sich reißen, je nachdem es vor den anderen das Gerichtetsein (die Aufmerksamkeit) auf sich zu lenken vermag. Wenn aber von den vielen Details einer Komplexqualität jedes, sei es durch geringfügige Veränderung, durch Bewegung usw. sich dergestalt hervorzudrängen vermag, so wird man sich kaum erwehren können, diesen Gebilden, wenigstens für den Fall ihrer spezifischen Einwirkung eine dinghafte Abgegrenztheit zuzuschreiben. Zu einer unabweislichen Forderung sehen wir aber diese Zugeständnisse werden, wenn wir die assoziativen Einengungen und Erweiterungen der instinktauslösenden Reize ins Auge fassen.

Wir haben ausführlich und zum Teil mit Volkelt's eigenen Worten den Fall wiedergegeben, der von einem Hühnchen handelt, das durch den widerlichen Geschmack einer *Euchelia*-Raupe veranlaßt wird, künftighin diese Sorte von Raupen nicht mehr zu verzehren. Zunächst wird man wohl kaum die auf S. 422 zitierte Ausführung von Volkelt lesen können, ohne sich zu fragen: verwischt sich hier nicht dem Autor selbst die Grenze, wo von einer dinghaften Abgegrenztheit gesprochen werden muß? Volkelt hält aber auch hier noch daran fest, daß assoziative und assimilative Beziehungen zwischen zwei tonangebenden Einzeleindrücken nur durch Vermittlung ihrer beiden Komplexqualitäten zustande kommen können. Ein solcher Umweg ist höchst unrationell und jedem Sparsamkeitsprinzip widersprechend.

Er ist aber noch mehr als nur unrationell. Die erste Begegnung mit einer derartigen Raupe mag auf dem Hühnerhof stattgefunden haben. Eine zweite in gänzlich anderem Milieu. Wenn hier der Anblick der Raupe wieder das Gesamterlebnis von früher wachruft und dadurch das ablehnende Verhalten der Raupe gegenüber bedingt wird, und wenn hier nicht das Erlebnis „Raupe“ mit dem früheren Erlebnis „Raupe“ direkt in Beziehung treten soll, sondern hierzu wirklich der Umweg über die beiden zugehörigen Komplexqualitäten nötig wäre, so müßte man sich doch sagen, daß diese in allen Teilen bis auf den Raupenbestandteil grundverschiedene Komplexe bei der Identifikation der beiden Erlebnisse nicht nur einen

sehr überflüssigen, sondern noch vielmehr hinderlichen, direkt entgegenwirkenden Ballast darstellen würden.

Die *Euchelia*-Raupe wirft ein neues Licht auf das Gesamterlebnis, sie wird tonangebend, wie Volkelt ausführt. Soll das „tonangebend" kein leeres Wort bleiben, so haben wir uns vorzustellen, daß der Totaleindruck beeinflußt, gefärbt, getönt wird durch dieses Teilgebilde. Trotzdem wird aber auf demselben Platz, an dem diese unangenehme Erfahrung gemacht wurde, ein der *Euchelia*-Raupe nicht unähnliches Gebilde (eine andere Raupe) ohne weiteres angenommen. Eine rückwirkende Kraft des getönten Milieus auf seine Bestandteile vermißt man also durchaus. Nur dadurch aber könnte es seine ihm zuteil gewordene Tönung offenbaren.

Andrerseits ist es zu viel gefordert, soll man annehmen, daß bei der zweiten Begegnung mit der *Euchelia*-Raupe in gänzlich verändertem Gelände dieser Gesamtkomplex trotz seiner objektiven Verschiedenheit nur infolge seiner Tönung, die er von einem Teil erhält, mit dem ersten eine assimilative Beziehung gewinnt. Dort (ähnliche Raupe auf demselben Platz) vermag die Tönung nichts, hier alles. In beiden Fällen dürfte man ein entgegengesetztes Verhalten erwarten, wenn nicht die Teile, sondern nur das Ganze wirkte.

Um das Geschlossene seines Gedankengebäudes darzutun, hat Volkelt auch dieses Erfahrungsammeln der Tiere in seine Ausführungen hereingezogen, weniger wohl, weil er darin besondere Stützen seiner Auffassung sah. Diesem Streben verdanken wir auch einige interessante Auslassungen und Andeutungen über die oft so erstaunliche Orientierungsfähigkeit der Tiere (Bienen, Brieftauben), über die Entwicklungswege der Kunst u. a. m.

Die Biene nimmt während ihres Fluges nach Volkelt nicht einzelne Bilder, nicht Teile, sondern ein Ganzes auf. Dieses Ganze ist als optische Melodie anzusprechen. Während wir darauf achten müssen, uns mühsam von Teil zu Teil fortzutasten, und während wir Sorge tragen müssen, unsere Einzeleindrücke in der richtigen Ordnung aufzubewahren, braucht die Biene sich nur der Führung der rückwärts ablaufenden optischen Melodien anzuvertrauen, um sicher wieder zum Nest zurückzugelangen.

Die Biene vermag also nach Volkelt optische Melodien aufzufassen, dank des Mangels an Gegliedertheit ihrer Gesamtvorstellungen; dem Menschen ist dies nicht mehr möglich. Da aber der Mensch in hohem Maße befähigt ist, akustische Melodien aufzunehmen, im Gedächtnis zu behalten und wieder zu reproduzieren, obwohl er eine

subjektive Zergliederung derselben nach Belieben vorzunehmen imstande ist, so kann die Möglichkeit, Melodien als solche, als Ganzes aufzufassen, demnach nichts mit der Frage zu tun haben, ob sich das Vorstellungsleben in Komplexqualitäten oder in dinghaft gegliederten Gebilden bewegt. Ebensowenig ist von diesem Gesichtspunkt aus die Frage einer Lösung entgegenzuführen, warum wir wohl akustische, nicht aber optische und Geruchsmelodien aufzufassen imstande sind.

Schließlich mag auch an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß der Ausdruck „optische Melodien" nur dann mit Recht als Parallele zu den akustischen Melodien verwendet werden dürfte, wenn auch jene wie die akustischen polar differenziert, also bei der Reproduktion, nicht umkehrbar wären. Gerade in der Nichtumkehrbarkeit scheint sich mir ein fundamentaler Charakterzug der Melodien zu offenbaren. Daran kann nichts ändern, ob die Elemente der Melodie eine gewisse Selbständigkeit bewahren oder aber nur als Melodieteil, als Stück eines Ganzen subjektive Existenzmöglichkeit haben.[1])

---

1) Was ich in dem Buche „Die Sinnesorgane der Arthropoden" (1917) über die Orientierung der Biene geschrieben habe, kann hier wörtlich angeführt werden. „Wenn die Bienen den Weg zu ihrem Stock zurückfinden, so kann dies nicht einfach darauf beruhen, daß eine Serie Bilder, die beim Ausfliegen dem Gedächtnis eingeprägt wurden, jetzt in umgekehrter Reihenfolge ablaufend den Flug bestimmt. Eine Reproduktion derartiger Zeitformen in umgekehrter Reihenfolge wird um so weniger gelingen, je mehr durch die Art der Aufeinanderfolge ein neues, und zwar ein über eine bloße Summierung der Einzelerregungen Hinausgehendes entsteht, je mehr also das zustande kommt, was man im Reiche der Töne mit Melodie bezeichnet. Bei Orientierung durch Gesichtseindrücke wird es sich im allgemeinen um die Reproduktion einzelner, relativ voneinander isolierter Gedächtnisbilder handeln. Doch muß man annehmen, daß bei diesen Einzelproduktionen noch ein Weiteres hinzukommt, nämlich ein Gerichtetsein der mit den Augenerregungen verknüpften Gehirnvorgänge auf eine Teilerregung, somit also eine zu einer Auslese führende Spannung, kurz etwas, das unserer Aufmerksamkeit entspricht. Denn die Erinnerung an ein Bild vermag der Biene nur zu sagen, ob sie sich zurzeit auf dem rechten Weg befindet oder ob sie sich verirrt hat, würde ihr aber an sich gar keinen Fingerzeig geben, in welcher Richtung sie nun weiter zu fliegen hat, um zu dem nächsten Erinnerungsbild zu gelangen. Der Flug müßte daher ein ständiges Hin- und Herirren und meistens ein Verirren sein. Es ist anzunehmen, daß die Tiere sich beim Heimkehren gewisser Objekte erinnern und diese als Richtungspunkte wählen, die beim Ausfliegen die Aufmerksamkeit auf sich lenkten. Während aber, wenn das Tier zum

Die bisherige Betrachtung, insbesondere die nähere Untersuchung solcher ontogenetischer Vorgänge, die von einem assoziativen Reizwechsel zeugen, hat uns darauf hingewiesen, daß die Entwicklung

---

ersten Male ausfliegt, das Objekt durch seine besondere Sinnfälligkeit eine Aufmerksamkeit erzeugt, ist der Prozeß bei der Heimkehr gerade entgegengesetzt, das Auftauchen des Erinnerungsbildes bedingt jetzt eine Spannung, die einer Lösung entgegenstrebt, dadurch, daß das entsprechende Objekt wieder vor dem Tier auftaucht und weiter in einer nur durch die Umkehr der Richtung veränderten Weise an dem Tierchen vorbeizieht. Ausgehend von dieser Betrachtung bin ich unbedenklich, allen Tieren, die die Fähigkeit haben, einen Weg zurückzufinden, eine höhere Konzentrierung ihrer Aufmerksamkeit zuzuschreiben. Sind hierbei die Augen das maßgebende Sinnesorgan, so darf man erwarten, daß die Tiere imstande sind zu fixieren, eine Fähigkeit, die mit der Ausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens aufs engste verknüpft ist.

Und in der kurzen Abhandlung „Über die künstliche Beeinflussung der Lebensdauer“ (in: Natur u. Kultur, 1918) habe ich ausgeführt:

„Man hat in der Verkettung der einzelnen Entwicklungsstadien, in ihrem zwangsmäßigen Ablauf und in ihrer Fähigkeit auch durch mehr oder weniger verschiedenartige Reize, sowie durch Teilreize ausgelöst zu werden wesensverwandte Momente mit den psychischen Vorgängen gefunden, wie sie sich bei der Reproduktion von gedächtnismäßig Aufgenommenen äußern. Für diese letzteren Erscheinungen ist es aber, soweit es sich um zwangsmäßig ablaufende Ketten von Residuen handelt (Melodien, auswendig gelernte Gedichte oder Folge sinnloser Silben) durchaus charakteristisch, daß sie einseitig polarisiert sind, d. h. daß sie nur in der Originalrichtung, nicht aber umgekehrt reproduziert werden können, ja daß sie nicht einmal erkannt werden, wenn sie, die uns sonst noch so geläufig sein mögen, rückwärts dargeboten werden. Man vergegenwärtige sich dies bei einer Melodie. Wenn nun die Vorgänge, die den Ablauf einer Entwicklungskette darstellen, als denen verwandt angesehen werden dürfen, die sich bei der Reproduktion einer Melodie abspielen, so darf auch die Entwicklung als in diesem Sinne polarisiert, also als nicht umkehrbar aufgefaßt werden.

Freilich hat man zu bedenken, daß es ähnliche Reproduktionen gibt, denen diese Nichtumkehrbarkeit nicht anhaftet. Ein Kinofilm wird, auch wenn er ohne unbewegten, gut charakterisierten Schauplatz gespielt wird, und auch wenn weiter das sich bewegende Objekt in mehreren Films stets dasselbe ist, dennoch wiedererkannt, wenn er uns rückwärts dargeboten wird. Dies scheint einmal daran zu liegen, daß wir hier die Möglichkeit haben, zeitlich Getrenntes zu räumlich vereinigtem in unserer Vorstellung zu gruppieren. In der Hauptsache aber liegt es daran, daß hier kein zwangsmäßiger Ablauf wie bei einer Melodie vorliegt. Das charakteristische Moment fehlt also. Man stelle sich nur vor, daß man mehreremal von seinem Fenster aus eine Truppe beobachtet, die unter den Klängen eines noch nie gehörten Marsches vorbei und um die nächste Ecke zieht. Nach

der Vorstellungsseite des Bewußtseins nicht ihre Anfänge in weiter nicht differenzierten Komplexqualitäten genommen haben kann, noch daß diese Anfänge in einem atomistischen, zusammenhanglosen Nebeneinander gesucht werden dürfen. Wo Vorstellungen zum ersten Male auftreten, da muß ihnen auch eine relative Abgegrenztheit bereits zukommen, doch nicht nur relativ in dem Sinne, wie auch Volkelt den Vorstellungen eine minimalste Dinghaftigkeit zuerkennt; sondern diese Abgegrenztheit, wenn sie auch relativ ist, wie sie es auch fernerhin stets bleiben muß, ist eben das Charakteristische, das Bezeichnende.

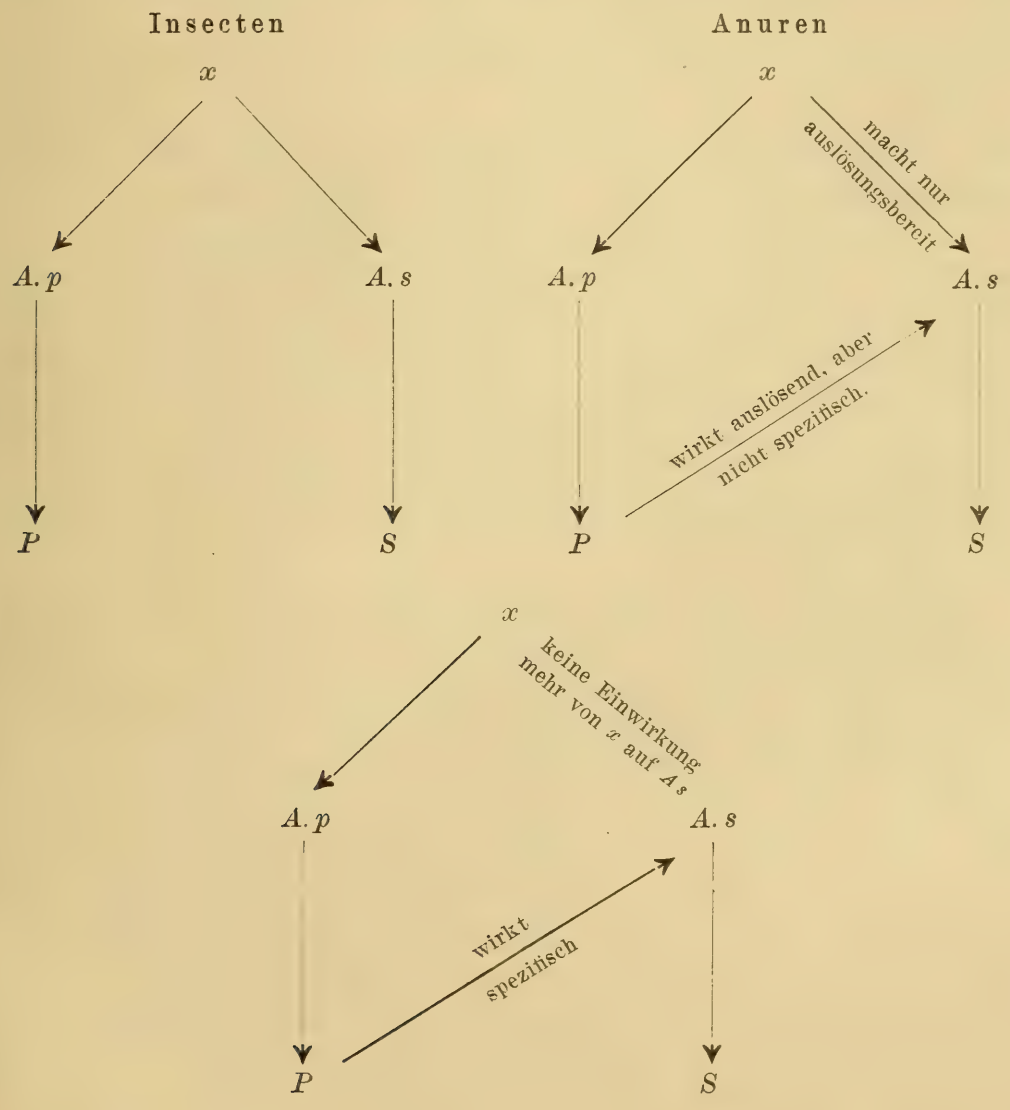
Wenn wir uns hier auf Geschehnisse der Ontogenese stützen, so geschieht es keineswegs, weil wir diesen ein Vorstellungsleben zuschreiben. Zeigt sich aber schon hierbei, daß Erregungen in scharfer Abgegrenztheit vorhanden sein müssen, in einer Abgegrenztheit, die als Individualitäten die einzelnen Erregungen einander gegenübertreten läßt, und ergeben sich zwischen diesen Erregungen bereits assoziative und assimilative Vorgänge, so wird man sich doch wohl sagen müssen: wenn hier schon eine Abgegrenztheit in so hohem Maße sich äußert, so dürfen wir bei der an die Tätigkeit hochkomplizierter Zentren gebundenen Vorstellungsseite ein primitiveres Verhalten wohl kaum erwarten. Schon oben habe ich darauf hingewiesen, daß durch das elektive Verfahren der aufnehmenden Sinnesapparate gegenüber den Reizen der Außenwelt die

---

einiger Zeit ist uns die Melodie so geläufig, daß wir nur damit beginnen brauchen, und sie läuft dann ohne unser Zutun in unserem Gedächtnis ab. Niemals aber wird es uns möglich sein, zu erreichen, daß die Truppe in unserem Geiste ohne weiteres Zutun vorbeimarschiert und um die Ecke biegt, nachdem wir uns vorgestellt haben, wie sie in der Ferne auftaucht. Die Umkehrbarkeit dieser Residuen hängt mit dem Mangel ihrer Zwangsläufigkeit zusammen. Es kann also hieraus nicht der Schluß gezogen werden, daß die erwähnte Polarisation nur ein Spezifikum der Eintrittspforte, des Gehörsinnes sei; sie ist ein Charakteristikum aller psychischen Vorgänge, soweit es sich um zwangsmäßige Verkettungen handelt, sie ist demnach ein prinzipielles Geschehen. In letzter Instanz beruht die Nichtumkehrbarkeit solcher zwangsläufiger Prozesse wohl darauf, daß jeweils eine Reihe von Bedingungen, nicht aber eine einzige das Nachfolgende bestimmt, daß also eine Kette konvergierender Prozesse vorliegt. Da es sich auch bei der Entwicklung um eine solche Kette konvergierender Prozesse handelt, wird aber die Beantwortung der Frage der Umkehrbarkeit frei von unserer Stellungnahme gegenüber der mnemischen Betrachtungsweise. Wir müssen die Umkehrbarkeit auf alle Fälle ablehnen."

Entstehung einer Dinghaftigkeit der Vorstellungen noch weiter sehr gefördert wird.

Versucht man sich Rechenschaft darüber zu geben, welche Momente die Abhebung einzelner Teile innerhalb eines Gesamtkomplexes von Eindrücken bedingen, so wird man, um die primärsten Faktoren herauszufinden, wieder gut tun, sich den schon besprochenen ontogenetischen Vorgängen zuzuwenden und hier zu versuchen, die Frage zu beantworten, unter welchen Bedingungen ein Reiz einen anderen hinsichtlich seiner Wirkung verdrängen kann.



x geschlechtsbestimmender Faktor. *A. p* Anlagen der primären, *A. s* der sekundären Charaktere. *P* ausgebildete primäre, *S* ausgebildete sekundäre Charaktere.

Bei der Linsenbildung ist es wohl wahrscheinlich, daß der phylogenetische Weg derart war, daß die ursprüngliche Selbstdifferenzierung durch eine von der Augenbechersekretion abhängige

Entwicklung abgelöst wurde, wie ganz allgemein die Entwicklungsvorgänge die Tendenz zeigen, Selbstdifferenzierungen durch korrelative Prozesse zu verdrängen. Klarer aber liegt die Richtung, in der der assoziative Reizwechsel stattgefunden hat, bei der Entstehung der Abhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von den primären. Bei den Insekten fehlt eine Reizwirkung der primären Charaktere auf die Entwicklung der sekundären noch vollständig. Bei den Amphibien bedürfen die sekundären zu ihrer Entwicklung des Anstoßes der primären. Die Einwirkung dieser auf jene ist aber noch nicht spezifiziert, d. h. die Daumenschwielen des Männchens z. B. entstehen zwar nicht bei kastrierten Tieren, sie werden aber zur Entwicklung gebracht sowohl durch Implantation von Hoden wie auch von Ovarien. Bei Säugetieren schließlich ist die Einwirkung des Hodens und des Ovars eine spezifische; Hoden erzeugen männliche, Ovarien weibliche sekundäre Charaktere.

Obenstehende Schemata können das versinnbildlichen. Auch hier wurde die unabhängige Selbstdifferenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere mit der Zeit durch eine korrelative Entwicklung abgelöst, erst nur teilweise, insofern als die Qualität des Ausgelösten (ob männlich oder weiblich) noch wie zuvor auf dem Wege der Selbstdifferenzierung entschieden wurde und nur der Marschbefehl, das „Werde“ von den primären Organen ausging. Schließlich aber entglitt auch die Bestimmung über das, was werden soll, der Selbstdifferenzierung.

Welcher Art waren nun hier die Einflüsse der Hoden und Eierstöcke, dort die Sekrete des Augenbechers, was war es, das diese Reize befähigte, das Endglied einer Entwicklungskette von seinem bisher auslösendwirkenden Reize los zu reißen und selbst die Auslösung und qualitative Bestimmung zu übernehmen? Sind ursprünglich die Vorbedingungen für das Entstehen eines Organs, nämlich die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen zugleich auch Reiz für das Entstehen, so daß alle spezifischen Bedingungen für den Ablauf in dem Organ selbst liegen, so fällt bei der korrelativen Entwicklung nunmehr einem außerhalb des Komplexes auftretenden Reiz eine entscheidende Funktion zu, die er den internen Vorgängen abgenommen hat. Wie sind nun Reize beschaffen, die solche Macht in dem Ablauf bisher sich selbst genügender Prozesse auszuüben vermögen?

Daß die entsprechenden Erregungen abgegrenzt und unter Wahrung ihrer Spezifität aufgefaßt werden müssen, damit ein Vordrängen eines Reizes durch einen andern möglich wird, ist im II. Teil

bereits dargetan. Hier soll gefragt werden, was dem Außenreiz gegenüber dem internen Reiz das Übergewicht verleiht. Ich glaube, es ist der Umstand, daß der „Außenreiz", wenn wir ihn kurz so nennen wollen, in der Ontogenese jeweils plötzlich auftritt, d. h. es liegt nicht ein allmähliches Annähern an die als Reiz wirkenden Prozesse vor; sie setzen in jeder Ontogenese für ihre Umwelt als etwas Überraschendes und Neuartiges in scharfer Umrissenheit ein. Dadurch werden sie Wegweiser und nehmen die Führung den bis dahin bestimmenden und auslösenden internen Reizen aus der Hand und zwar umso leichter, je mehr diese letzteren durch stetig sich entwickelnde Stufen der Ontogenese des betr. Organs repräsentiert werden. Man könnte solche Reize auch einschleichende Entwicklungsreize nennen.

Das Verdrängtwerden eines solchen einschleichenden Reizes durch einen überraschend, also ohne Vorbereitung auftretenden Reiz, zeugt von einem Vorgang, der als primitivste Vorstufe des Aufmerksamkeitphänomens gelten darf.

Wir konstatieren demnach, daß schon bei ontogenetischen Vorgängen objektive Momente eine Abhebung und Reizbeachtung erwirken. Hier sind noch keine zentralen Momente, wenn wir ein „Gerichtetseinauf" so bezeichnen wollen, im Spiel, nur ein Gerichtetsein allgemeinster Art auf schnelleinsetzende, neuartige Reize. Ein solches Bevorzugen dieser Reize gegenüber den einschleichenden muß als eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz angesehen werden. Hier liegt wohl die Wurzel dessen, was schließlich die primäre Aufmerksamkeit im wesentlichen ausmacht. Hier liegt das ursprünglichste Moment, das ein scharfes „einander Gegenüberstellen" der einzelnen Reizwirkungen und damit schließlich eine dinghafte Abgegrenztheit der Vorstellungen bewirkt.

Weiterhin soll auf objektive Momente, wie Intensität des Reizes, relative Bewegung u. a. nicht näher eingegangen werden, da sie das geringere Interesse bieten, außerdem aber in ihrer Beziehung zur Aufmerksamkeitserregung noch nicht ganz klargestellt sind.

Aber auch die durch die Beschaffenheit der Sinnesorgane und durch zentrale Vorgänge gesetzten Faktoren, die einer ungleichen Reizbeachtung förderlich sind, sollen hier nicht eine lückenlose und gleichmäßige Besprechung erfahren. Nur einige Momente, die dem Zoologen besonders auffallen, mögen hier angeführt werden.

Unter den Sinnesorganen spielen die Augen bei vielen Tieren

eine dominierende Rolle. Schon früh finden wir bei den Augen der verschiedensten Tierformen Stellen deutlichsten Sehens entwickelt Die übrigen Netzhautpartien begnügen sich häufig damit, lediglich die Reflexe auszulösen, die die von ihnen aufgenommenen Objekte in den Bereich der Stelle deutlichsten Sehens führen. (Nebenretina von *Alciopa*, von *Pterotrachea*, Kuppenommen von *Squilla*.) Infolge rein objektiver und infolge zentraler Momente wählt hier diese Nebenretina aus dem Gesamtkomplex, der sich ihr darbietet, einzelne Teile aus und richtet auf sie die Stelle deutlichsten Sehens. Das „Augenmerk" wird auf solche Teile gerichtet und dadurch die durch objektive und zentrale Momente schon bestehende Abhebung verstärkt.

Die Fixierreflexe, die man bei *Squilla* (Demoll, 1909), bei *Galathea* (Doflein, 1910), bei Libellen (Demoll, 1913) beobachten kann, weisen uns aber nicht allein darauf hin, daß in den Stellen deutlichsten Sehens Bedingungen gegeben sind, die zu einem schärferen Herausmeißeln dinghafter Vorstellungen führen; sie belehren uns zunächst, daß zentrale Spannungen vorliegen müssen, die eine besondere Erfassung bestimmter objektiver Vorgänge (Bewegung usw.) bewirken. Ein „Gerichtetsein" dokumentiert sich hier, das einen gegebenen Gesamtkomplex nicht gleichmäßig, teilnahmslos entgegennimmt, sondern seine einzelnen Teile verschieden würdigt. Noch deutlicher aber wird uns dies, wenn wir uns einigen Instinkten zuwenden. Da uns (wie im II. Teil ausgeführt) scheint, daß die Instinkte durchaus nicht notwendig an das Nervensystem gebunden sein müssen, daß sie vielmehr nur infolge der imperialistischen Tendenz der Nervenzentren von diesen beinahe vollständig adsorbiert wurden, so darf man in diesem in den Instinkten zutage tretenden Gerichtetsein auf spezifische Reize einen dem einfachsten biologischen Geschehen inhärenten Zug erblicken.

Welche Komplikation instinktauslösende Reize haben dürfen — wobei ihre Wirksamkeit an diese Komplikation geknüpft ist — läßt sich heute noch nicht übersehen. Seitdem Driesch das Interesse für diese Frage geweckt hat, ist sie ihrer Lösung durch neue Experimente nicht näher gebracht worden. Hier kann ein tieferes Eindringen bedeutsame Hinweise auf das Vorstellungsleben der Tiere bringen.

Halten wir uns zunächst an einen einfachen Vorgang. Der Einsiedlerkrebs, der Wert darauf legt, daß die von ihm bewohnte Schneckenschale von *Adamsia* bevölkert ist, holt sich diese Tiere sowohl von seiner eben verlassenen Schale, wie auch sonst woher, wo er sie gerade antrifft. Diese Adamsien lassen sich mit Gewalt

von ihrer Unterlage kaum entfernen ohne größere Verletzung. Ein häufiges, leichtes Zwicken in der Art und Stärke wie es der Einsiedlerkrebs ausübt, vermag jedoch die Tiere zu veranlassen, die Unterlage aufzugeben und sich an einen anderen Ort transportieren zu lassen. Dabei macht die *Adamsia* in diesem Falle keinen Gebrauch von ihren Waffen, die sie sonst bei jeglichen Insulten sofort bereit hat. Dieser Instinkt ist um so bedeutungsvoller für unsere Betrachtung, als die Adamsien keine Tiere mit Erregung-verarbeitenden Nervenzentren sind. Man muß wohl erwarten, daß eine *Adamsia*, die frei von jeder Nervenfaser wäre, ebenso reagieren würde, wenn auch etwas träger. Das diffuse Nervennetz dieser Cölenteraten hat keine verarbeitende, verwertende und bewertende Funktionen; es sind nur Straßen, auf denen die Erregungen schneller fortkommen als nebenan, wenn sie über tausend Zellen und ebenso viele Zellbrücken hinwegziehen müßten. Aber die Erregungen finden hier keine Wegweiser an den Straßenkreuzungen, sie laufen nach allen Richtungen, die sich ihnen bieten. So ist hier das Nervensystem lediglich ein die Geschwindigkeit der Reaktionen steigerndes Moment. Bei solchen Tieren eine Einstellung auf ganz bestimmt charakterisierte Sensationen wie hier auf ein Gezwicktwerden zu finden, ist besonders beachtenswert. Gleichgültig, ob die *Adamsia* schon auf einer glatten Schneckenschale oder auf rauhem Felsen sitzt; die Gesamtheit der Sensationen spielt nicht die geringste Rolle bei der Bewertung des genannten Teilreizes. Dieser ist für sich allein ausschlaggebend. Wenn hier ein Reiz absolut selbständig eine spezifische Wirkung erzielt, wenn demnach hier eine scharf umrissene Einstellung auf eine Teilempfindung vorliegt, hier bei Tierformen, die der Nervenzentren noch entbehren, so darf man hieraus wohl den Schluß ziehen, daß die Vorstellungen, da wo sie die Schwelle des Bewußtseins überschreiten, bereits eine dinghafte Abgegrenztheit zeigen.

Eine einfache Instinktauslösung scheint vorzuliegen, wenn eine Raubwespe sich auf Fliegen und irrtümlicherweise auch auf fliegenähnliche Gebilde, wie z. B. auf den Knopf eines an der Wand hervorstehenden Nagels stürzt. Durch objektive Momente, wie Bewegung (bei einer sich von der Unterlage kaum abhebenden Fliege) oder scharf markierte Begrenzung (bei einem Nagelknopf auf weiser Wand) wird zunächst ein Herausheben des Reizes bewirkt, freilich erst auf grund der schon aufgeführten Ureigenschaft des erregbaren Plasmas, ungewohnte, schnell einsetzende Reize lebendiger

zu erfassen als andere. Das Eingestelltsein der Wespe braucht demnach sich lediglich beziehen auf fliegenähnliche Gebilde, nicht auch auf Bewegung oder kontrastreiche Abhebung dieser Objekte. Die Wespe wird auf die Fliege, auf den Nagel usw. nicht erst aufmerksam dank des Eingestelltseins, sie würde es auch ohne diese Spannung. Zunächst wird also der Wespe jeweils das Objekt durch die erwähnten objektiven und urvitalen Momente präsentiert, dann erst findet ein Inbeziehungtreten mit dem Eingestelltsein statt. Der Instinkt der Tiere knüpft demnach an das Erfassen kleiner, punktförmiger, in weitestem Maße fliegenähnlicher Gebilde an. Wir müssen annehmen, daß die Vorstellung eines solchen Gebildes — sobald sie durch den Anblick wach wird — selbständigen, von der Gesamtumgebung völlig unabhängigen Bestand hat.

Ebenso deutlich wird das schließlich da, wo die Aufmerksamkeit nachweislich bereits eine höhere Entwicklungsstufe erreicht hat, wo die vitale Bedeutsamkeit in verschiedenen Momenten verschieden und damit auch die Wirkung desselben Objekts eine verschiedene wird.

Wie kommt es, daß eine Biene, die zum erstenmal eine Wiese weitab von dem Stock aufsucht, sich wieder zu diesem zurückfindet? Die Umgebung des Stockes prägt sie sich in besonderer Weise ein, indem sie längere Zeit Orientierungsflüge mit dem Kopf dem Stocke zugewendet ausführt. Dann aber geht es ohne Umsehen in die Ferne. Der Rückweg wird ihr durch besonders markante und konstante Wegweiser, wie einzelne Bäume, Häuser, Türme usw. gegeben. Wieso aber kann der Biene eine Baumgruppe bekannt sein, obwohl sie diese auf dem Rückweg in völlig anderer Umgebung sieht als beim Hinweg. In den beiden Gesamteindrücken gibt es nur einen ähnlichen Bestandteil, nämlich eben die Baumgruppe, im übrigen mag der Hintergrund und das ganze Panorama beim Hinweg See und dahinter hohe Berge sein, beim Rückweg Acker, Wiese und ein Dorf. Aus dem total verschiedenen Gesamtbild holt sich die Aufmerksamkeit das einzige Gemeinsame heraus. Es muß daher auch in genügend scharfer Abgegrenztheit im Gedächtnis festgehalten worden sein.

Andrerseits werden neu hinzutretende markante Objekte, obschon innerhalb der im übrigen unveränderten Umgebung sofort beachtet, sofern die Aufmerksamkeit sich auf das Auffinden des Weges richtet. Eine sehr hübsche Beobachtung teilte mir Bauer mit, die ich wörtlich hier folgen lasse:

„Ich beobachtete einmal auf der Straße von Sorrent nach

Amalfi Mauerbienen, welche den Kalkstaub der Chaussee zum Bau ihrer offenbar weit entfernten Wohnungen sammelten. Sie kamen im raschen fast geradlinigen Flug ein Gebirgstal herunter und ließen sich, ohne zu zögerm, auf einer eng umschriebenen Stelle der Straße zu ihrer Arbeit nieder. Als ich näher hinzutrat und ruhig beobachtend stehen blieb, zeigten sich die Bienen durch die Veränderung des Gesichtsfeldes in der Nähe ihres Zieles deutlich gestört. Statt sich sofort zu setzen, umkreisten sie mehrmals den Platz, ließen sich endlich nur zögernd nieder und liefen häufig erst eine Zeitlang unruhig hin und her, ehe sie sich an die Arbeit machten. Besonders deutlich wurde die Störung, wenn ich eine Bewegung machte, z. B. den Arm hoch hob.

Ganz abweichend nun verhielten sich die Tiere, wenn sie einmal Fuß gefaßt hatten und mit der Sammlung des Kalkstaubes beschäftigt waren. Ich konnte mich zu ihnen herunterbeugen, ja die Hand neben sie halten, abwechselnd Schatten und Sonnenlicht auf sie fallen lassen, ohne daß sie die geringste Beunruhigung zeigten.

Ich schließe daraus, daß Veränderungen im Gesichtsfeld der Biene — sowohl das Auftreten eines Gegenstandes im optischen Gedächtnisbild wie auch Bewegungen dieser Gegenstände — verschieden bewertet werden, je nachdem die Gesichtseindrücke für die Orientierung auf einer bestimmten Flugbahn wichtig oder während der Mörtelfabrikation bei ruhigem Sitzen bedeutungslos sind."

Ich habe den von Volkelt selbst aufgeführten Beispielen nur wenige hinzugefügt. Während uns die Kritik der Volkelt'schen Darstellung erkennen ließ, daß keines der von ihm vorgebrachten Beispiele eine Auslegung in seinem Sinne fordert, vielmehr die meisten sehr viel ungezwungenere Erklärungen ermöglichen, die nach entgegengesetzter Richtung weisen, versuchte ich durch die von mir herangezogenen biologischen Geschehnisse und Instinkte den Nachweis zu erbringen, daß eine weitgehende Abgegrenztheit und Selbständigkeit der Einzelerregungen schon bei Prozessen anzunehmen ist, die an ein Nervensystem noch nicht gebunden sind, zum Teil wenigstens nicht notwendig daran gebunden sein müßten, auf jeden Fall aber ohne die Funktion von Nervenzentren ablaufen. Daraus zu folgern, daß die Vorstellungen schon dinghaft isoliert über die Schwelle des Bewußtseins treten, scheint mir durchaus gerechtfertigt.[1])

1) Es mag unfruchtbar und kühn erscheinen, einen Vergleich zu führen zwischen der Entwicklung der Vorstellungsweise der Organismen

und dem Entwicklungsgang, den das künstlerische Sehen und Produzieren der Menschen eingeschlagen hat, unfruchtbar insofern, als der künstlerisch produktive Mensch, der sich bereits um Epochen früher eine Sprache geschaffen hat, schon zweifellos die Entwicklung eines Vorstellungslebens in den wichtigsten Etappen hinter sich hat. Gleichwohl verdient ein derartiger Vergleich manches Interesse. Die Kunst, zwar erst am Ende der Entwicklung des höchsten Organismus entstanden, registriert innerhalb dieses kurzen Weges menschlicher Entwicklung mit äußerster Feinheit die Veränderung der Auffassung und die Veränderungen der Formulierung des Gesehenen.

Es ist immerhin wert, zu prüfen, ob sich in der Entwicklung reproduktiver Tätigkeit nicht wieder die schon durchlaufene Entwicklung des objektiven Vorstellungslebens äußert. Ein Hereinziehen der Kinder, nämlich ihre geistige Entwicklung einerseits und ihre künstlerische Betätigung andrerseits, läßt diese Frage mindestens diskutabel erscheinen. Hier sei nur kurz und skizzenhaft darauf eingegangen.

Bei den Primitiven finden wir noch durchaus ein atomistisches, dinghaftes Nebeneinander des Dargestellten ohne Betonung des Beieinander. Die Einzelheiten stehen in keinem oder nur in ganz lockerem Zusammenhang; sie scheinen sich eher auszuweichen als gegenseitig Beziehung zu suchen. Nirgends eine Beherrschung des Ganzen von einem Punkt aus; nirgend eine Akzentuierung, die auch nur in bescheidenster Weise mit Komplexqualitäten in Parallele gesetzt werden könnte. In allem gerade das Gegenteil hiervon.

Von hier aus finden wir den Übergang zu den Cinquecentisten durch Betonung der Zusammengehörigkeit der Teile zu einem Ganzen. Auch hier noch durchweg Koordination, aber doch innerhalb einer umfassenden Einheit. Dem gleichgültigen Nebeneinander folgt ein geregeltes Beieinander, ein Aufbau eines Totalen aus Teilstücken, die freilich ihrer Dinghaftigkeit und Selbständigkeit keineswegs beraubt sind.

Den Klassikern folgt der Barock, dem klaren Beieinander die Auflösung des Dinghaften und das Untergehenlassen aller Einzelexistenzen im Gesamteindruck. So geht die Entwicklung vom Dinghaften scharf abgegrenzten Isolierten, zum Aufgehen oder besser Untergehen alles Dinghaften in einer Gesamtkomplexqualität. Der Weg führt also von der atomistischen Vielheit zur Entselbständigung der Vielheiten. Nur innerhalb der Gesamtheit sind die Teile beim Barock noch existenzberechtigt und lebensfähig; in der Isoliertheit der Quatrocentisten wären sie unmöglich.

Das künstlerische Sehen ist demnach ursprünglich dinghaft abgrenzend. Dies lehren uns nicht allein die Primitiven bis ins Quatrocento, dies finden wir auch bei allen künstlerischen Äußerungen primitiver Völker, ebenso wie bei den ersten Zeichnungen der Kinder. Erst nachdem die Individualität des einzelnen Objekts geläufig ist, gelingt das künstlerische Erkennen und Reproduzieren der Beziehungen der Teile gegeneinander und die Subordination der Vielheiten zu Komplexen. In der Kunst ist somit die Herrschaft der Komplexqualität auf keinen Fall an den Anfang zu setzen. Sie ist erst Folge einer weitgehendsten Entwicklung.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insecten.

Von

Karl v. Frisch (München).

Mit 7 Abbildungen im Text und Tafel 10—11.

Inhalt.

Seite

1. Widersprechende Meinungen über den Sitz des Geruchsinnes bei Insecten 449
2. Das Verhalten fühlerloser Bienen 462
   a) Kästchenversuche 463
   b) Plattenversuche 470
3. Das Verhalten von Bienen mit partiell amputierten Fühlern . . 481
   a) Versuche mit Amputation eines Fühlers 481
   b) Versuche mit partieller Amputation beider Fühlergeißeln . 482
4. Über die Sinnesorgane der Fühler und die Geruchsfunktion der „Porenplatten“ 493

Zusammenfassung 508

1. Widersprechende Meinungen über den Sitz des Geruchsinnes bei Insecten.

Schon vor etwa 200 Jahren wurde von verschiedenen Naturforschern die Vermutung ausgesprochen, daß in den Antennen der Insecten ihr Geruchsorgan zu sehen sei. Das Bestreben, die Sinnesorgane der Insecten an jener Stelle zu suchen, die ihrer Lage am menschlichen Körper entspricht, spielte bei dieser Annahme eine bedeutende Rolle. Indessen geriet man bei solcher Betrachtungsweise bald in Verlegenheit. Man war verschiedener Meinung, ob beim

menschlichen Geruchsorgan seine Lage vorn am Kopfe, oder ob nicht vielmehr seine Lage am Eingange der Atemwege das Wesentliche sei. Die Atmungsorgane der Insecten münden aber seitlich an Brust und Hinterleib nach außen. So wurde der Lehre vom Antennengeruch bald ein anderes Dogma gegenübergestellt, welches den Sitz des Geruchsinnes bei den Insecten an die Eingänge zu ihren Atemwegen, an die Stigmen verlegte. Die Beweisgründe sind bezeichnend für die damalige Periode wissenschaftlicher Forschung. Die Argumente wechselten im Laufe der Zeiten, der Streit selbst lebt fort bis auf den heutigen Tag. Neue Insectenarten wurden zur Untersuchung herangezogen, von neuen Seiten suchte man der Sache auf den Grund zu kommen, immer größer und größer wurde die Zahl der Arbeiten, die sich mit dem Problem beschäftigten, und immer größer wurde die Verwirrung. Nicht nur an den Antennen [1]) oder an den Eingängen zu den Tracheen [2]) sollte das Geruchsorgan der Insecten seinen Sitz haben, sondern auch an den inneren Verzweigungen der Tracheen [3]), in und an der Mundhöhle [4]), speziell auch in der Mundhöhle der Biene [5]), an den Palpen [6]), in der Stirnfalte der Fliegen [7]), am Rüssel der Schmetterlinge [8]), an den Mandibeln der Biene [9]) und im Inneren ihres Kopfes. [10]) Allerdings gewann in den letzten Dezennien die Auffassung, daß hauptsächlich die Antennen der Insecten die Träger ihrer Geruchsorgane seien, immer mehr an Boden und wurde allmählich zur herrschenden Lehre. Doch fehlte ein vollgültiger Beweis. Und so konnte noch in jüngster Zeit MCINDOO [46—51] mit einer neuen

1) RÉAUMUR, 1734—1742; ROESEL, 1746; LYONET, 1762; ERICHSON [11], 1847; LEFEBVRE [39], 1838; SLATER [64], 1848; HAUSER [21], 1880; KRAEPELIN [37], 1883; SCHIEMENZ [63], 1883; LUBBOCK [43], 1889; FOREL [14, 15], 1884, 1910; A. G. MAYER [45], 1900; SCHENK [62], 1903; RÖHLER [60], 1906 u. A.

2) REIMARUS, 1760; BASTER, 1762; DUMÉRIL, 1797; LEHMANN, 1798—1800; CUVIER, 1800—1805; G. JOSEPH [32], 1877 u. A.

3) BURMEISTER, 1832.

4) TREVIRANUS, 1814; KIRBY u. SPENCE, 1830; LACORDAIRE, 1834—1837; GOUREAU, 1841; PAASCH, 1873.

5) WOLFF, 1875 [70].

6) BONSDORF, 1792; MARCEL DE SERRES, 1811; DRIESCH, 1839; NEWPORT [54], 1840 u. A.

7) PAASCH, 1873.

8) COMPARETTI, 1789.

9) JANET, 1910.

10) RAMDOHR, 1811.

Lehre, wonach die Hymenopteren, insbesondere auch die Bienen, ferner die Fliegen, Käfer und Schmetterlinge nicht mit den Antennen, sondern mit den Flügeln und Beinen riechen, gläubige Anhänger finden.

Es ist nicht meine Absicht, all die älteren Arbeiten, die heute nur mehr historisches Interesse und vielfach nicht einmal dieses beanspruchen können, neuerdings zu besprechen. Man findet eine gute, kritische Übersicht der Publikationen bis zum Jahre 1883 bei Kraepelin [37], ein Referat über die deutsche Literatur von 1883 bis 1906 bei Röhler [60], ausführliche Literaturangaben bis zu den neuesten Arbeiten bei Deegener [6], Demoll [8] und Henning [22]. Hier möchte ich aus der Flut von Schriften, die seit zwei Jahrhunderten zu diesem Gegenstande erschienen sind, nur jene Beobachtungen, Versuche und Überlegungen kurz zusammenstellen, die mir auch jetzt noch Gewicht zu haben scheinen.

Schon in den älteren Arbeiten wird wiederholt darauf hingewiesen, daß ein Geruchsorgan nur dann zweckentsprechend funktionieren könne, wenn es mit bewegter Luft in Berührung komme. Diese Überlegung verführte ja so viele Forscher, das Organ an den Atemwegen der Insecten zu suchen. Hier kann schon die einfache Beobachtung des lebenden Tieres unter natürlichen Verhältnissen einen wertvollen Fingerzeig geben. Noch niemand hat beschrieben, daß Insecten unter Umständen, bei welchen wir eine intensive Tätigkeit ihrer Geruchswerkzeuge voraussetzen müssen, lebhaftere Atembewegungen zeigen als sonst, entsprechend etwa dem Schnüffeln eines witternden Hundes. Um so leichter kann man sich überzeugen, daß viele Insecten von ihren Antennen in solcher Weise Gebrauch machen, wie es zu erwarten ist, wenn sie die Träger der Geruchsorgane sind. So sieht man beispielsweise bei Schlupfwespen, die auf der Suche nach ihren verborgenen Opfern, zu welchen sie offenkundig durch ihren Geruchsinn geleitet werden, an Baumstämmen oder Blättern herumkriechen, die Fühler in vibrierender Bewegung. Was der schnüffelnde Hund durch die raschen Atembewegungen erreicht: daß größere Luftmengen an seinem Geruchsorgan vorbeistreichen, scheint hier nicht weniger gut dadurch erzielt zu werden, daß das Insect seine Fühler durch die Luft peitscht. Während des Fluges aber, wo die Luft ohnehin mit großer Geschwindigkeit vorüberzieht, sehen wir auch bei der beute-

suchenden Schlupfwespe die Fühler steif gehalten. Als Beweise darf man solche Beobachtungen natürlich nicht nehmen.

Doch erfährt die Annahme, daß die Antennen der Sitz des Geruchsinnes seien, eine kräftige Stütze durch eine vergleichend-morphologische Betrachtung. Man darf erwarten, daß der Körperteil, welcher das Geruchsorgan trägt, um so ansehnlicher sei, je besser der Geruchsinn entwickelt ist. Kein anderes Organ der Insecten entspricht dieser Voraussetzung so gut, wie ihre Fühler. Bei manchen Insecten, z. B. bei den Libellen, sind die Augen vortrefflich ausgebildet und dienen als Führer beim Aufsuchen der Beute und bei der Suche nach dem anderen Geschlecht, während der Geruchsinn an Bedeutung ganz zurücktritt; dann pflegen auch die Antennen klein und unansehnlich zu sein. Andere Insecten aber, in deren Leben der Geruchsinn erwiesenermaßen eine große Rolle spielt, wie Schlupfwespen, Aaskäfer, Nachtfalter, besitzen Antennen, die durch Verlängerung, Verbreiterung oder Fiederung eine relativ große Oberfläche entfalten. Besonders sinnfällig wird der Gegensatz dann, wenn er uns, im engen Zusammenhange mit der Lebensweise, als Geschlechts-Dimorphismus bei ein und derselben Species entgegentritt. Ein bekanntes und immer wieder zitiertes Beispiel sind jene Nachtfalter, bei welchen die Weibchen einen Duft ausströmen, der die Männchen aus großer Entfernung herbeilockt (SLATER [64], FABRE [12], MAYER [45], FOREL [15] u. A.); es haben nun bei diesen Schmetterlingen die Männchen stattliche, kammförmige Antennen, bei den Weibchen aber, die untätig warten und eines so wohlentwickelten Geruchsinnes nicht bedürfen, sind die Antennen schlank und fadenförmig. Unser Vertrauen in die Beweiskraft dieser Tatsachen wird freilich etwas wankend, wenn wir erfahren, daß bei den Saturniden, bei welchen der Fühlerdimorphismus besonders schön ausgeprägt ist, die Fiedern der männlichen Antenne gar keine Sinnesorgane besitzen, die als Geruchswerkzeuge angesprochen werden könnten, sondern nur mit Tasthaaren über und über besäet sind (NIEDEN [55]).

Um also durch die morphologische Betrachtungsweise nicht zu Trugschlüssen geführt zu werden, müssen wir die mikroskopische Anatomie zu Rate ziehen. Dies ist auch in ausgiebigem Maße geschehen und die Ergebnisse weisen abermals auf die Antennen der Insecten als den vornehmlichen Sitz ihrer Geruchsorgane. Bei den eben erwähnten Saturniden sind zwar die Fiedern der männlichen Antenne frei von Geruchsorganen, aber auf dem Stamme

der Antenne kann man Sinnesorgane, die ihrem Bau nach als Riechorgane dienen dürften, bei den Männchen in viel größerer Zahl nachweisen als bei den Weibchen (Nieden [55]). Bei den anderen untersuchten Nachtfaltern breiten sich diese mutmaßlichen Geruchsorgane auch auf die Fiedern der Fühler aus und sind bei den Männchen stets viel reichlicher vorhanden als bei den Weibchen, wenn auch ihre Zahl der Entfaltung der Fiedern nicht ganz parallel geht (Nieden [55], Schenk [62]). Die Schmetterlinge sind das bekannteste, aber bei weitem nicht das einzige Beispiel für solchen Fühler-Dimorphismus. So besteht, um nur noch einen Fall zu erwähnen, die Fächerkeule des männlichen Maikäferfühlers aus zahlreicheren und größeren Gliedern als beim Weibchen und trägt etwa 6mal so viele Sinnesorgane wie bei diesem. „Bei den Aaskäfern jedoch, wo Männchen und Weibchen zur Nahrungssuche in gleicher Weise des Geruchsinnes bedürfen, sind die Fühler beider Geschlechter gleich" (Hesse [24], p. 646). Auch in vielen anderen Fällen wird eine Korrelation zwischen der Zahl der Geruchsorgane auf den Antennen und der Lebensweise der Insecten angegeben; so haben z. B. jene Fliegen, welche von faulendem Fleische oder vom Kote leben, etwa 30mal so viele „Geruchsgruben" an ihren Fühlern als andere Fliegen, die von Vegetabilien leben und zum Aufsuchen ihrer Nahrung und ihrer Brutstätten keinen so fein ausgebildeten Geruchsinn nötig haben. Auch bei den parasitisch lebenden Arten, wie Östriden, Tachiniden usw. sind die „Geruchsgruben" außerordentlich zahlreich (Hauser [21], p. 395 ff.). Doch dürfen wir uns nicht verhehlen, daß solche Befunde durchaus nicht immer mit der Biologie der Tiere in Einklang stehen, und daß — was noch bedenklicher ist — die gleiche Methode der histologischen Untersuchung, welche die Mehrzahl der Forscher veranlaßt hat, in den Antennen der Insecten die Träger ihrer Geruchsorgane zu erblicken, andere Autoren dahin führte, die Mundhöhle der Biene (Wolff [70]), die Tracheeneingänge der Insecten (Joseph [32]) und ihre Flügel und Beine (Mc Indoo [46—51]), als Sitz des Geruchsinnes in Anspruch zu nehmen. Auch an den Palpen von Wasserkäfern (Nagel [53], Hochreuther [30]), Schmetterlingen (vom Rath [59]) und der Holzwespe *Sirex* (Demoll [7]) wurden Sinnesorgane beschrieben, die mit dem gleichen Rechte wie jene der Antennen als Geruchsorgane gedeutet werden können. Und noch ein weiterer Umstand mahnt zur Vorsicht bei der Verwertung der histologischen Befunde: die Antennen pflegen mit einer beträchtlichen Zahl verschiedenartiger Sinnesorgane ausgerüstet zu sein, von denen

manche wegen ihres dicken Chitinüberzuges und der Art der Nervenendigung für den Geruchsinn nicht in Betracht kommen, andere als Geruchsorgane gelten können aber nicht müssen, während bei wieder anderen die Meinungen, ob sie als Riechorgane funktionieren können, schroff gegeneinander prallen. Der subjektiven Deutung bleibt hier ein weiter Spielraum überlassen. Nichts liegt näher, als gewisse Sinnesorgane von zweifelhafter Natur bei gut riechenden Insecten für Geruchsorgane zu erklären, die man bei schlecht riechenden Formen in den Dienst eines anderen, meist „unbekannten" Sinnes stellen möchte, und so eine Korrelation hineinzutragen, statt sie herauszufinden.

Bei dieser Unsicherheit war man schon seit langer Zeit bestrebt, die Entscheidung dem Experiment zu überlassen. Man kann die Fülle von Versuchen, welche in dieser Absicht unternommen wurden, soweit sie auch heute noch diskutabel und nicht längst widerlegt sind, in zwei Gruppen ordnen:

Manche Untersucher hofften in der Weise Aufklärung zu erhalten, daß sie den ruhig dasitzenden Insecten von verschiedenen Seiten Riechstoffe näherten und beobachteten, unter welchen Bedingungen und in welcher Art die Tiere reagierten. So sagt Lefebvre [39], daß eine Zucker saugende Biene nicht darauf reagierte, wenn er eine mit Äther benetzte Nadel in unmittelbare Nähe ihrer Stigmen brachte, während sie ihr bei Annäherung an den Kopf sofort die Antennen entgegenstreckte; eine trockene Nadel hatte diese Wirkung nicht. Nagel [53] beobachtete eine ähnliche Empfindlichkeit der Fühler gegenüber ätherischen Ölen bei Tagschmetterlingen, Perris [56] gegenüber Terpentin, Äther und dergleichen bei einer Reihe von anderen Insecten. Chadima [5] kam dagegen auf Grund ähnlicher Versuche an Küchenschaben und Wasserkäfern zu der Überzeugung, daß deren Fühler mit dem Geruchsinn nichts zu tun hätten. In den bisher erwähnten Fällen waren stark reizende Substanzen zur Anwendung gekommen, die auch andere sensible Hautorgane erregen könnten. Aber Forel ([15] p. 97) beschreibt das gleiche Entgegenstrecken der Fühler, wie es schon Lefebvre bei seinem Ätherexperiment aufgefallen war, von Wespen, denen er eine in Honig getauchte Nadel näherte; und Slater [64] berichtet, daß Hirschkäfer bei Annäherung von Honig die Fächer ihrer Antennen ausbreiten. So gut auch solche Beobachtungen vereinbar sind mit der Vorstellung, daß die Geruchsorgane der Insecten an den Fühlern

sitzen, so sind sie doch kein bündiger Beweis für diese Annahme. Es dürfte nicht nötig sein, dies näher zu begründen.

Die Versuche der anderen Gruppe haben sich zum Ziel gesetzt, die postulierten Geruchsorgane der Antennen durch Amputation oder durch Bestreichen mit einer undurchlässigen Schicht außer Funktion zu setzen und den Erfolg dieser Maßnahme zu beobachten. Übereinstimmend wird angegeben, daß die Männchen jener oben erwähnten Nachtfalter, die sicher durch den Geruchsinn zu den Weibchen geleitet werden, dieselben nicht mehr auffinden, wenn ihre Antennen amputiert (Hauser [21], Trouvelot [65], Forel [15], Kellogg [35]), oder mit Schellack, Paraffin u. dgl. verklebt sind (Mayer [45]). Um zu prüfen, ob nicht durch die Verletzung an sich die normale Reaktionsfähigkeit gestört war, schnitt man anderen Männchen einzelne Beine ab oder verletzte ihre Flügel; diese ließen sich dadurch nicht abhalten, die Weibchen aufzusuchen und zu copulieren. Graber [19] experimentierte mit *Aphodius* und stellte fest, daß dieser Käfer von Kuhdung nicht mehr angezogen wird, wenn er seiner Antennen beraubt ist. Nach Hauser [21] sind Aasfliegen und Silphen nach Amputation der Fühler nicht mehr imstande, faules Fleisch aufzufinden. Am eingehendsten hat sich Forel mit solchen Versuchen befaßt und da es auf ihn zurückzuführen ist, wenn in letzter Zeit die Lehre vom Fühlergeruch der Insecten fast allgemeine Anerkennung gefunden hat, mögen seine wichtigsten Befunde hier mit seinen eigenen Worten Platz finden:

„Drei Wespen, *Polistes gallicus*, die vorher etwas gefastet haben, werden zur Untersuchung benutzt. Die eine wird intakt gelassen, der anderen werden beide Fühlhörner (Antennen) an der Wurzel abgetrennt, der dritten wird der Vorderkopf bis zu den Netzaugen abgeschnitten und dazu noch der Rest des Pharynx ausgezogen und abgetragen. Nach einer kurzen Ruhezeit nimmt man eine Stecknadel, deren Kopf vorher in Honig getaucht worden ist, und nähert dieselbe den jetzt ruhigen Wespen. Eine Annäherung bis zu 1 cm ist nötig, um die Aufmerksamkeit der normalen Wespe zu erwecken. Sowie sie aber Notiz von dem Honig genommen hat, dirigiert sie ihre beiden Fühler mit rasch abwechselnden Bewegungen auf die Stecknadel. Wird nun dieselbe langsam und nicht zu weit entfernt, bevor sie berührt worden ist, so wird sie von der Wespe verfolgt; ist sie erreicht, so fängt die Wespe an zu fressen. Ganz genau dasselbe wird beobachtet, wenn man die Nadel einer Wespe mit abgeschnittenem Vorderkopf nähert, der somit alle Nervenendorgane des Mundes und des Pharynx, auch das Wolff'sche Riechorgan fehlen. (Letzteres kann in dem abgeschnittenen Stück leicht in toto gefunden und präpariert werden.) Diese Wespe verfolgt ganz wie die erste auch die Nadel, und wenn man sie den Honig erreichen läßt, versucht sie zu fressen, indem sie ihre

Wunde an das Futter bringt, kann aber natürlich nichts schlucken. Ganz anders ist das Verhalten der dritten Wespe ohne Fühler. Sie bleibt auch bei der größtmöglichen Annäherung der Nadel regungslos, sie merkt absolut nichts vom Honig. Erst wenn derselbe in direkte Berührung mit ihrem Mund gebracht wird, fängt sie an zu fressen. Entfernt man die Nadel auch nur ein wenig, so kann sie dieselbe nicht mehr verfolgen . . .“ ([15] p. 96, 97).

„Versuche an Fliegen. Am 3. Juli 1876 um 11 Uhr 30 Min. Vorm. legte ich (in München) in mein Fenster einen in Zersetzung befindlichen, aufgeschwollenen Maulwurf, über den ich eine Halbkugel-förmige Glocke aus Drahtgaze stülpte.

„A. Bald kam eine *Sarcophaga vivipara* herbeigeflogen und suchte unter der Drahtglocke durchzukriechen, konnte jedoch keinen Eingang finden. Ich ergriff sie und schnitt ihr mit dem Rasiermesser beide Augen ab. Nun flog sie wild in meinem Zimmer umher, stieß gegen die Decke und gegen die Wände und fiel schließlich auf den Fußboden. Nachdem sich dies drei- oder viermal wiederholt hatte, nahm ich die Fliege und entfernte ihr einen Flügel. Ich setzte sie nun dicht zu dem Maulwurf, den ich inzwischen aufgedeckt hatte. Nun beruhigte sich die Fliege, spazierte auf den Maulwurf zu, erklomm ihn, senkte ihren Rüssel in diese und jene Stelle und entdeckte schließlich eine Wunde, durch die ich das Gehirn des Tieres entfernt hatte. Hier machte sie halt, sog mit ihrem Rüssel an zwei oder drei Stellen, erhob dann ihren Ovipositor und deponierte im Laufe eines Augenblickes drei oder vier lebende Larven (diese Art legt keine Eier, sondern lebende Larven). Ich entfernte nun schnell die Fliege und schnitt ihr vorsichtig beide Antennen ab. Von diesem Augenblicke angefangen schenkte die Fliege, trotz mehrfacher Anspornungen meinerseits, dem toten Maulwurf nicht mehr Aufmerksamkeit als wenn er ein Stein oder ein Stück Holz gewesen wäre. Ganz nahe neben ihn hingesetzt, dachte sie gar nicht daran, sich in der Richtung des Leichnams zu bewegen. Sie war absolut unfähig, sich zu orientieren, machte auch keinen Versuch nochmals zu legen. In einen Kasten gesetzt, legte sie dort noch zwei oder drei Larven. Bei der Autopsie aber fand ich ihre Ovarien vollgepfropft mit Eiern und Larven.

„B. Bald darauf kam eine kleine blaue Fliege, Weibchen, angeflogen, eine Verwandte von *Calliphora vomitoria*. Ich entfernte einen ihrer Flügel. Nachdem sie den Maulwurf gekostet hatte, versuchte sie an verschiedenen Stellen zu legen, fand schließlich die erwähnte Wunde, führte ihren Ovipositor ein und legte ein Ei. Jetzt ergriff ich sie und schnitt ihr beide Antennen ab. Von diesem Augenblick an hörte sie auf zu legen, schenkte auch dem Maulwurfe keine Beachtung mehr. Kurz, obwohl im Besitze beider Augen, benahm sie sich genau so wie die frühere Fliege . . .“ ([15] p. 102 ff.).

Auch eine Reihe von weiteren Fliegen, denen Forel die Fühler abschnitt, verhielten sich von dem Moment an zu dem Maulwurfsaas nicht anders wie zu einem beliebigen sonstigen Gegenstand.

Aaskäfer, die in einem Garten an Tierkadavern angetroffen wurden, fanden nicht zu diesen zurück, wenn sie nach Amputation der Fühler in der Nähe freigelassen wurden. Waren die Fühler intakt gelassen, aber drei Füße derselben Seite abgeschnitten, so wußte ein großer Teil der Verstümmelten das Aas wieder zu erreichen ([15] p. 104, 105). Feindliche Ameisenarten (*Camponotus*, *Tapinoma*, *Lasius*, *Formica*), der Antennen beraubt, begegneten sich nicht mehr feindlich, wohl aber solche, denen — um annähernd gleichgroße Wunden zu setzen — die Vorderbeine abgeschnitten waren. Die fühlerlosen Ameisen kümmerten sich auch nicht mehr um ihre Kokons ([15] p. 94, 95). Bei einer anderen Ameisengattung (*Myrmica*) wurde durch die Amputation der Fühler die Kampflust erst recht erregt, aber sie fielen nun über ihre eigenen Volksgenossen genau ebenso her wie über die Fremden. Wurde ihnen nur eine Antenne abgeschnitten, so benahmen sie sich wie normale Tiere ([15] p. 100 bis 102).

Gegenüber diesen Resultaten erscheint es sonderbar, wenn Joseph [32] ohne nähere Angaben behauptet, daß Aaskäfer (*Necrophorus vespillo*, eine Art, die auch Forel bei seinen Versuchen benützt hat) in einem Garten noch nach Exstirpation der Fühler ein 20 Schritt entferntes und in Papier eingewickeltes Aas fanden und daß dieses Experiment auch mit Aasfliegen und anderen Insecten gelungen sei, oder wenn Graber [20] angibt, daß Aasfliegen, welchen die Fühler weggenommen waren, noch auf Speisegerüche reagiert hätten. Wohl scheint es, daß bei Wasserkäfern neben den Antennen auch die Palpen für den Geruchsinn von Bedeutung sind (Nagel [53], Hochreuther [30]), und das gleiche möchte man nach den histologischen Bildern für Schmetterlinge (vom Rath [59]) und *Sirex*-Arten (Demoll [7]) annehmen. Solche Ausnahmen wären bei der nahen morphologischen Verwandtschaft zwischen Tastern und Fühlern nicht wunderbar, und sie geben zu keinem Zweifel Anlaß, daß bei der Mehrzahl der Insecten allein die Antennen Träger der Geruchsorgane seien, wie es aus den oben besprochenen Versuchen hervorzugehen scheint.

Ein allgemeiner Einwand läßt sich aber gegen diese Versuche vorbringen: Es könnte das Abschneiden oder das Verkleben der Antennen einen so schweren Eingriff bedeuten[1]) daß die Tiere nicht

1) Forel gibt an, daß das Verkleben der Antennen die Ameisen mehr irritiert als die Amputation ([15] p. 100) und ich kann dies für Bienen bestätigen (vgl. S. 466).

mehr fähig sind auf Sinneseindrücke normal zu reagieren, und dies könnte der Grund sein, aus welchem die Ameisen sich nicht mehr erkennen, die Schmetterlingsmännchen ihre Weibchen, die Käfer ihr Aas, die Fliegen ihre Brutstätten nicht mehr finden — und der Geruchsinn könnte doch an einer anderen Körperstelle seinen Sitz haben. Es verdient bemerkt zu werden, daß schon im Jahre 1850 Perris [56] sich selbst diesen Einwand machte und darum seinen Amputationsversuchen, welche ihn zu ähnlichen Ergebnissen führten wie später Forel, keine große Bedeutung beimessen wollte. Man war dann bestrebt, diesen Einwand durch Kontrollversuche zu entkräften. Man schnitt den Insecten den Vorderkopf, die Beine, die Augen oder die Flügel ab und fand, daß durch diese scheinbar so schweren Eingriffe ihre Fähigkeit, auf Geruchsreize zu reagieren, keinen Schaden litt. Aber dadurch kommt die ganze Sache wieder in das Stadium der Kalkulation. Welches ist für das Insect der schwerste Eingriff, die Amputation der Beine, der Flügel, des Vorderkopfes oder der Antennen? Es fehlt uns ein objektives Maß, dies zu beurteilen, und wenn jemand die Meinung vertreten will, daß in keinem anderen Organ so viele empfindliche Nerven getroffen werden wie in den Antennen, so wüßte ich keine triftige Widerlegung.

Freilich ist es mit solchen Gedanken schwer vereinbar, daß das Abschneiden eines Fühlers die Reaktionsfähigkeit der Tiere gar nicht stört und daß sie auch nach Amputation beider Antennen noch Nahrung aufnehmen, wenn man sie ihnen an den Mund bringt oder wenn sie zufällig auf sie stoßen (Forel [15], Barrows [1]). Trotzdem ist der genannte Einwand kürzlich von McIndoo erhoben und mit großem Nachdruck vertreten worden; ja noch mehr, McIndoo glaubt durch eingehende histologische und experimentelle Untersuchungen den Nachweis erbracht zu haben, daß bei der Biene und anderen Hymenopteren die Fühler mit dem Riechen nichts zu tun hätten und daß die Geruchsorgane an den Flügeln, Beinen und Stacheln dieser Insecten sitzen. Bald hielt er sich auf Grund weiterer Untersuchungen für berechtigt, auch die Flügel und Beine der Käfer, Schmetterlinge und Fliegen sowie die Halteren der letzteren als Sitz ihrer Geruchsorgane in Anspruch zu nehmen und den Fühlergeißeln in all diesen Fällen eine Bedeutung für die Perception von Düften abzusprechen.

McIndoo greift auf Arbeiten von Hicks [26—29] zurück, in welchen dieser vor etwa 60 Jahren an den Flügeln und Beinen der Insecten eigenartige Sinnesorgane beschrieben hat, die er für Geruchs-

organe hielt. Warum McIndoo meint, daß diese Organe seither in Vergessenheit gekommen sind, ist nicht verständlich. Denn sie sind von Leydig [41], Weinland [69], Kraepelin [37], Röhler [60], Hochreuther [30], Deegener [6], Vogel [66] und Anderen erwähnt und zum Teil genau studiert, allerdings nicht für Geruchsorgane gehalten worden. Wer die sorgfältigen neueren Arbeiten über diese Sinnesorgane ansieht, wird McIndoo schwerlich beistimmen, wenn er sagt, daß sie besser als die Sinnesorgane der Fühler den Anforderungen entsprechen, die man an den Bau von Geruchsorganen stellen müsse. Denn man wird seiner Angabe, daß an diesen Organen das Chitin durchbohrt sei und die Nervenendigungen mit der Luft in direkte Berührung treten, skeptisch gegenüberstehen. Aber auch wenn seine Behauptung zutreffen sollte, wird die Entscheidung darüber, ob diese „Riechporen" McIndoo's oder die mit einem feinen Chitinüberzug versehenen Sinnesorgane der Fühler die Geruchsorgane sind, der experimentellen Prüfung vorbehalten bleiben, denn es ist uns nichts darüber bekannt, ob ein so feiner Chitinüberzug für Duftstoffe durchlässig ist oder nicht.

Seine Experimente führte McIndoo in erster Linie an Honigbienen aus [46]. Er brachte solche in kleinen Beobachtungskästchen unter, wo sie durchschnittlich ca. 10 Tage am Leben blieben. Ließ er auf die ruhig sitzenden Bienen plötzlich Duftstoffe (Pfefferminzöl, Thymianöl, Wintergrünöl, Honig, Blüten usw.) aus nächster Nähe einwirken, so reagierten sie darauf nach wenigen Sekunden durch Bewegungen der Antennen und des ganzen Körpers. Bienen, denen er beide Fühler abgenommen oder lackiert hatte, reagierten im allgemeinen nicht mehr auf Düfte. Dies stünde mit den Resultaten der meisten anderen Untersucher in bestem Einklang, McIndoo führt aber das Ausbleiben der Reaktion nicht auf einen Wegfall der Geruchswahrnehmung, sondern ausschließlich auf die Schwere des Eingriffes zurück. Die Tiere, denen er die Antennen amputiert oder mit Leim überzogen hatte, lebten nur kurze Zeit und benahmen sich nicht normal, waren also anscheinend schwer geschädigt. Er bemühte sich nun, die Geruchswahrnehmung, deren solche, des Gebrauchs der Fühler beraubten Individuen nach seiner Ansicht fähig waren, doch noch nachzuweisen. Er brannte Bienen mit glühenden Nadeln die Tarsen der Vorderbeine ab, so daß sie die Fühler nicht putzen konnten, und überzog diese sodann mit Leim. Auch jetzt waren die meisten „abnormal" und lebten nicht lange. Aber schließlich erhielt er doch einige die ziemlich normal schienen, und diese

reagierten gut auf die Düfte (der Verdacht liegt nahe, daß sowohl das normale Benehmen wie auch das Reagieren auf die Düfte durch ein unvollkommenes Verkleben der Fühler in diesen Fällen zu erklären ist). Auch an 7 Bienen mit abgebrannten Antennen, die sich von der Operation erholten, sah er noch Reaktionen, die u. a. in einem Bewegen der Fühlerstummel nach dem Darbieten der Düfte bestanden.

Den Nachweis, daß die Sinnesorgane an den Flügelwurzeln, an den Beinen und am Stachel der Bienen die wahren Geruchsorgane seien, sucht Mc Indoo auf folgende Art zu führen: Wurden den Bienen die Flügel an den Wurzeln ausgerissen und so die betreffenden Sinnesorgane zum großen Teil entfernt, oder wurden ihnen die Flügelwurzeln mit Gummi überzogen, so wiesen sie gegenüber normalen Tieren etwa die achtfache Reaktionszeit auf, d. h. die Zeit zwischen Darbieten des Duftstoffes und Eintritt einer Reaktion war durchschnittlich ca. 8 mal so lang als bei normalen Bienen; nichts aber deutet, wie bei fühlerlosen Tieren, auf eine schwere allgemeine Schädigung durch diesen Eingriff. Wurden überdies die Beine lackiert, so wuchs die Reaktionszeit auf das zwölffache des normalen Wertes. Es scheint mir freilich das „normale Benehmen" der so behandelten Tiere keinen genügend sicheren Anhaltspunkt zu bieten, daß die trägere Reaktion nicht doch nur auf den Eingriff als solchen zurückzuführen ist.

Auf dem gleichen System beruhen die Versuche Mc Indoo's an Ameisen, Hornissen und Käfern [47, 48].

Es sieht so aus, als hätte der Autor bei seinen späteren Arbeiten unter dem Eindruck seiner Bienenversuche den Tatsachen nicht mehr unbefangen gegenübergestanden. Sonst wäre es kaum möglich, daß er Beobachtungen, wie die folgende als Stütze für seine Theorie vorbringt: An dem Käfer *Harpalus pennsylvanica* (Fam. *Carabidae*) konnte er 599 „Riechporen" feststellen, und zwar 107 an den Beinen, 39 an den Flügeldecken und 453 an den Hinterflügeln. Er brachte nun solche Käfer in seine Beobachtungskästchen und ließ, wie bei den Bienen, verschiedene Duftstoffe plötzlich auf sie einwirken. Sie reagierten darauf durchschnittlich nach 16,5 Sekunden. Nun wiederholte er die Versuche an Käfern, welche der Antennen beraubt waren. Sie reagierten durchschnittlich sogar noch etwas rascher, nämlich nach 16,1 Sekunden auf die Riechstoffe. Wurden den Käfern aber die Vorder- und Hinterflügel ausgerissen, also 492 von den erwähnten 599 „Riechporen" weggenommen, so reagierten sie durchschnittlich nach 17,7 Sekunden, also um 1,2 Sekunden später als normale Tiere. Und Käfer, denen beide Flügelpaare ausgerissen und überdies alle Beine mit einer Mischung von Vaseline und Wachs verklebt waren,

reagierten (trotz Ausschaltung aller „Riechporen"!) durchschnittlich nach 24,1 Sekunden auf die Düfte. — Wie weit die Prozedur an sich, welcher die Tiere kurz vor den Versuchen unterworfen wurden, die Reaktionszeit beeinflußt hat, entzieht sich der Beurteilung.

Bei den Schmetterlingen und Fliegen [50, 51] beschränkt sich McIndoo auf eine morphologische Untersuchung der Sinnesorgane an den Beinen, Flügeln und Halteren; er findet ihren Bau übereinstimmend mit dem der „Riechporen" bei Käfern und Hymenopteren und schließt daraus auf eine gleiche Funktion.

Wir haben gesehen, daß weder biologische Beobachtungen, noch eine morphologische Betrachtung, daß weder die histologische Untersuchung, noch das experimentelle Studium die Frage nach dem Sitz des Geruchsinnes bei Insecten zu einer unanfechtbaren Entscheidung brachten. Doch müssen wir sagen, daß alle diese Wege nach der gleichen Richtung weisen und daß die bis jetzt bekannten Tatsachen in ihrer überwiegenden Mehrheit nur dann eine einfache und ungezwungene Erklärung finden, wenn die Träger der Geruchsorgane die Antennen sind. Darum fällt es schwer, McIndoo's neuer Lehre Glauben zu schenken.

Doch haften den bisher gebräuchlichen Versuchsmethoden, wie mir scheint, zwei Mängel an: erstens wurde bei der Verwertung der Resultate, die an Insecten mit amputierten Antennen gewonnen waren, kein genügendes Gewicht gelegt auf einwandfreie Kontrollversuche. Zweitens ist die Fähigkeit, resp. Unfähigkeit der operierten Insecten, ihre Nahrung, Brutstätten u. dgl. aufzufinden, kein hinreichend scharfes Kriterium, um darnach das Vorhandensein oder Fehlen ihres Geruchsinnes zu beurteilen. Daher die Widersprüche. Finden die amputierten Insecten noch zu ihrer Nahrung, so kann ein anderer Sinn als der Geruchsinn sie hingeleitet haben; finden sie die Nahrung nicht, so kann die Schwere der Verletzung eine Rolle spielen — und eine gewisse Unsicherheit ist das Endergebnis.

Es mußte also ein neuer Weg gesucht werden, um den alten Streit womöglich zu beenden. Es lag für mich sehr nahe, für diesen Zweck die Honigbiene[1]) heranzuziehen, die mir von früheren Arbeiten her ein vertrautes Versuchstier war. Bei ihr hoffte ich am raschesten zu klaren Resultaten zu kommen. Sie ist auch in dieser Frage das meist umstrittene Objekt. Hat man doch bei ihr

1) Deutsche Rasse von *Apis mellifica* L.

allein auf Grund spezieller Untersuchungen den Geruchsinn in die Antennen, in die Mundhöhle, in das Innere des Kopfes, in die Mandibeln, in die Flügel, Beine und in den Stachel verlegt! An ihr hat auch MCINDOO seine wichtigsten Versuche angestellt, auf deren Bestätigung oder Widerlegung es mir besonders ankam. Wenn ich nun die Leser zu überzeugen hoffe, daß bei der Biene die Antennen als die Träger der Geruchsorgane zu betrachten sind, so möchte ich dieses Ergebnis nicht ohne Weiteres verallgemeinert wissen. Ich halte es für wahrscheinlich, daß bei manchen anderen Insecten auch die Palpen an der Perception von Düften beteiligt sind. Aber im Mund und an den Tracheen, an den Flügeln und Beinen der Insecten braucht man, glaube ich, nicht mehr nach Geruchsorganen zu fahnden.

2. Das Verhalten fühlerloser Bienen.

Bei anderer Gelegenheit habe ich gezeigt [17], daß es leicht gelingt, Bienen auf Blumendüfte und verwandte Gerüche zu „dressieren". Ich benützte dazu Kartonkästchen oder Steingutkästchen, die mit einem Flugloche und abnehmbarem Deckel versehen waren (vgl. Fig. A, S. 463). Man stellt mehrere solche Kästchen nebeneinander auf[1]), bringt in eines derselben ein Futtergefäß mit Zuckerwasser und den Duft, auf welchen die Bienen dressiert werden sollen (ätherisches Öl, Blumendüfte oder andere Riechstoffe, vgl. [17] p. 17—19); die übrigen Kästchen bleiben ohne Duft und ohne Futter. Die Bienen lernen es sehr rasch, den Duft als Führer beim Herausfinden des Futterkästchens zu benützen. Sie suchen dann auch in futterlosen, reinen Kästchen, welche mit dem Dressurduft beschickt sind, nach dem gewohnten Futter, meiden aber duftlose oder mit abweichenden Düften versehene Kästchen.

Darin schien mir für den Zweck der vorliegenden Untersuchung ein gutes Kriterium gegeben, um das Bestehen oder Fehlen des Geruchsinnes bei operierten Tieren zu beurteilen. Waren der Fühler beraubte Bienen noch imstande, den Dressurduft aufzufinden und von anderen Düften zu unterscheiden, so war gezeigt, daß ihre Geruchsorgane nicht oder nicht ausschließlich an den Fühlern zu suchen sind. Denn es konnte bei dieser Anordnung — im Gegensatze

1) Über die hierbei zu beobachtenden Vorsichtsmaßregeln zur Vermeidung von Versuchsfehlern vgl. [17], 1. Kap.

zu den Versuchen früherer Beobachter — ein positives Ergebnis durch keine anderen Sinnesorgane als die des Geruches vermittelt sein. Fanden sie aber nach Amputation der Antennen den Dressurduft nicht mehr auf, so war des weiteren zu prüfen, ob die Fühleroperation an sich eine so schwere Schädigung bedeute, daß die Bienen nachher nicht mehr normal reagierten. Um darüber Aufschluß zu erhalten, wollte ich nicht, wie es bisher üblich war, andere Tiere nach Amputation der Beine, des Vorderkopfes u. dgl. auf ihre Reaktionsfähigkeit gegen Düfte prüfen; denn die Schwere dieser verschiedenartigen Operationen läßt sich nicht gegeneinander abschätzen. Sondern ich wollte die Bienen zur Kontrolle auf eine Farbe dressieren, was ebenso leicht gelingt wie die Dressur auf Düfte [16], und ihnen dann in genau gleicher Weise die Fühler amputieren. War mit dieser Operation — wie Mc Indoo annimmt — eine schwere allgemeine Schädigung verbunden, so mußte die Reaktionsfähigkeit für die Farbe so gut gestört sein wie vorher die Reaktionsfähigkeit für den Duft. Und andrerseits: blieb die Farbdressur ungestört, und war durch das Abschneiden der Fühler nur ein Ausfall der Duftreaktion bedingt, so konnte dies nicht auf eine allgemeine Schädigung durch die Operation, sondern nur auf den Fortfall der Geruchsorgane bezogen werden. — Das Resultat war eindeutig.

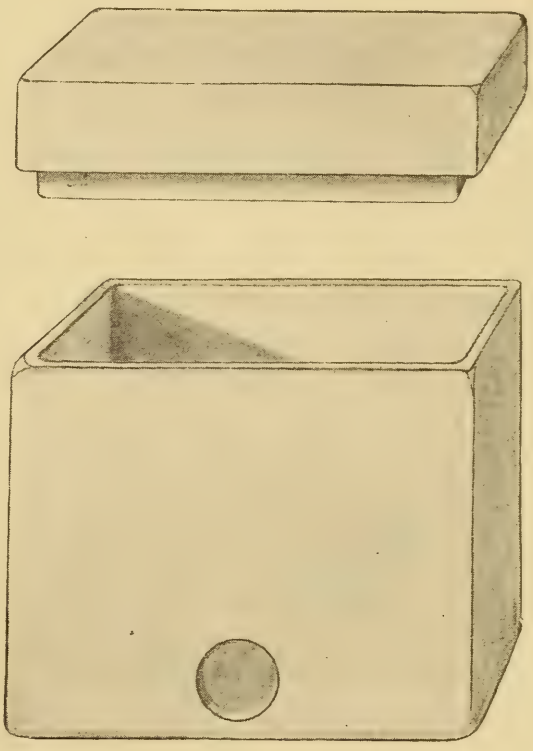


Fig. A. Steingutkästchen mit Flugloch und abnehmbarem Deckel zur Dressur der Bienen auf Düfte.

a) Kästchenversuche.

Ich möchte zunächst die Methodik durch die Beschreibung eines Versuches erläutern:

Ein Tisch an der Nordseite unseres Landhauses, an einer vor

Sonne und Wind geschützten Stelle, dient als Versuchsplatz. An der Tischkante, die gegen das freie Feld gerichtet ist, werden nebeneinander 4 Steingutkästchen (vgl. Fig. A) aufgestellt; eines von ihnen wird mit einigen Tropfen Tuberosenblütenöl[1]) versehen Nun handelt es sich darum, einige Bienen herbeizuschaffen, um sie auf den Duft zu dressieren und dann die geplanten Fühleroperationen mit ihnen vorzunehmen.

Wollte man zu diesem Zwecke vor Beginn jeder Versuchsreihe einen Honigbogen auslegen, so würde man jedesmal einige Stunden, ja oft 1—2 Tage warten müssen, bis zufällig eine Biene den Honig entdeckt hat.

Von vornherein eine größere Schar von Bienen an den Versuchsplatz heranzuziehen, wie ich es bei den früheren Duft- und Farbdressuren gemacht hatte, war nicht statthaft, da ja einzelne, operierte Tiere ungestört beobachtet werden sollten.

Fängt man eine Biene an ihrem Stocke und trägt sie an den Versuchsplatz, so nimmt sie dort unter Umständen das dargereichte Futter, aber sie kehrt nicht wieder, weil sie sich den Hinweg nicht eingeprägt hat.

Auch von Blüten weggefangene und zum Tisch getragene Bienen nehmen wohl das dargebotene Zuckerwasser und fliegen beladen heim, kehren aber dann zu ihren gewohnten Blüten zurück.

Dagegen hat sich folgende Methode als praktisch erwiesen:

An einem Platze, der ca. 15 Schritte seitab liegt und durch einen Anbau des Hauses vom Versuchsplatz geschieden, daher von ihm aus nicht sichtbar ist, wurden vor Beginn der Versuche Bienen durch Honig angelockt und weiterhin täglich durch einige Stunden dort mit Zuckerwasser gefüttert. Hierzu dient ein Glasgefäß, an welches ein Futternapf angeschmolzen ist, der sich selbsttätig füllt, wenn er von den Bienen geleert ist ([17] fig. E, p. 16). Sobald hier das Zuckerwasser aufgestellt wird, kommen die Bienen in kürzester Zeit scharenweise an den gewohnten Futterplatz. Nun entfernt man das Futterglas von dort und stellt es deutlich sichtbar außen auf den Deckel des Duftkästchens. Die Bienen, denen das Futter so plötzlich entzogen wurde, schwärmen suchend in der Umgebung herum und es währt nicht lange, bis eine oder die andere das bekannte Futterglas an seinem neuen Orte entdeckt. Sobald sie trinkt, wird sie auf dem Thorax mit einem Farbfleck gezeichnet und samt dem Glase in das Innere des Duftkästchens versetzt. Sie füllt ihre Honig-

1) Reines Paraffinöl, welches durch „Enfleurage“ mit dem Duft von Tuberosenblüten geschwängert ist; es gibt den Blütenduft in wundervoller Reinheit wieder. Näheres über die Herkunft und Zusammensetzung s. [17] p. 18, 42.

blase, fliegt heim und kehrt dann häufig zunächst an den benachbarten, altgewohnten Futterplatz zurück; findet sie aber dort kein Zuckerwasser vor, so „erinnert“ sie sich an die veränderte Situation und kommt meist rasch wieder zum Duftkästchen. Nach einigen Flügen ist sie mit dem neuen Platze so vertraut, daß man nun ruhig an der anderen Futterstelle wieder Zuckerwasser reichen kann, ohne daß sie sich ablenken läßt. Die übrigen, suchend herumschwärmenden Bienen haben sich inzwischen allmählich verflogen; das Futterglas konnten sie nicht mehr finden, sobald es ins Innere des Kästchens versetzt war.

Die gezeichnete Biene bringt bei ihren weiteren Flügen bald Begleiter mit. Diese werden in verschiedenen Farben gezeichnet. Sobald aber ihre Zahl etwa $^1/_2$ Dutzend erreicht hat, werden keine neuen mehr zugelassen, da sich sonst das Verhalten der einzelnen Individuen nicht mehr überblicken ließe. Alle weiterhin kommenden Neulinge werden sofort weggefangen und für die Dauer des Versuches in einem Drahtkäfig eingesperrt.

In dem vorliegenden Falle, bei der Dressur auf Tuberosenblütenöl, waren 5 Bienen zugelassen worden. Sie seien mit No. 1—5 bezeichnet. In der Zeit von 2^{30}—3^{34} h hatte No. 1 dem Duftkästchen 12 Besuche abgestattet, No. 2 hatte 9 mal das Kästchen besucht, No. 3, 4 und 5, die sich erst später zugesellt hatten, waren 8, 7 und 6 mal zum Futter gekommen. Der Platz des Duftkästchens war während dieser Zeit mehrmals mit dem eines duft- und futterlosen Kästchens vertauscht worden, um eine Gewöhnung an eine bestimmte Stelle des Tisches zu vermeiden.

Um 3^{34} h, also ca. 1 Stunde nach Beginn der Dressur, wurde geprüft, ob die Bienen schon genügend dressiert waren, um mit den Amputationsversuchen beginnen zu können. Die 4 bisher benützten Kästchen wurden entfernt und 4 reine[1]) Kästchen an ihre Stelle gesetzt, von denen eines mit Tuberosenblütenöl beschickt war, während die anderen 3 duftlos blieben. Keines der Kästchen enthielt Zuckerwasser. Das Duftkästchen kam an eine vom Platze der letzten Fütterung abweichende Stelle. Während der folgenden 5 Minuten schlüpfte No. 1 9 mal, No. 2 3 mal, No. 3 3 mal, No. 4 13 mal, No. 5 12 mal in das Duftkästchen, von den 3 duftlosen Kästchen wurde nur jenes, welches am Ort der letzten Fütterung stand, 1 mal von

1) Über die Reinigung der Kästchen nach dem Gebrauche vgl. [17] p. 14, 15.

No. 1 flüchtig besucht. Daß No. 2 und No. 3 nur je 3mal ins Duftkästchen schlüpften, kommt daher, daß sie bei Beginn des Versuches abwesend waren und erst gegen Ende der 5 Minuten vom Stocke her angeflogen kamen.

Nach Ablauf der 5 Minuten wurde das Futterkästchen mit dem Tuberosenduft wieder aufgestellt und weiter dressiert.

Um 3^{52} h fing ich No. 4, als sie vom Stock her angeflogen kam und ins Duftkästchen schlüpfen wollte, und schnitt ihr mit einer feinen Schere beide Fühler an den Wurzeln (im Schafte) ab. Zu dieser Manipulation bediente ich mich stets einer Art Fangschere, die in Fig. B abgebildet ist. Man kann mit diesem Instrumente

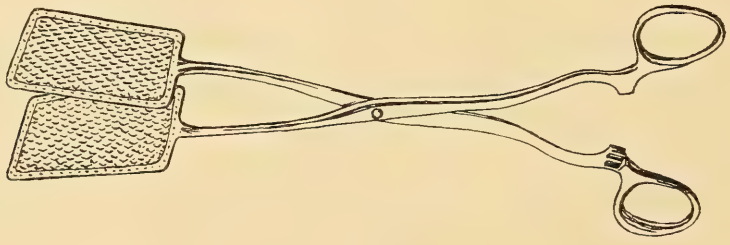


Fig. B. Fangschere zum Festhalten der Bienen während der Operation. Die Rähmchen sind 5×5 cm groß. Der Sperrhaken am Griff ermöglicht ein bequemes Fixieren des gefangenen Tieres.

eine Biene, die an einem Futterschälchen sitzt oder in das Flugloch eines Kästchens schlüpfen will, sehr leicht fangen und sie völlig unbeweglich machen ohne sie zu verletzen oder zu beunruhigen, indem man die Netzflächen durch leisen Druck mit einem Finger etwas anspannt. Durch die Netzmaschen läßt sich die Fühleroperation leicht ausführen.

Ich habe auch in einer Reihe von Versuchen die Fühler mit einem scharfen Skalpell abgeschnitten oder mit einer Pinzette an der Wurzel ausgerissen; für den Erfolg ist dies gleichgültig.

Dagegen hat sich ein Versuch, die Fühler mit Schellack, Mastisol oder Collodium zu überziehen, nicht bewährt. Einen exakten lückenlosen Überzug anzubringen ist schwieriger als die einfache Amputation. Das Verkleben der Fühler beunruhigt die Tiere weit mehr als das Abschneiden; statt zu den Duftkästchen zu fliegen, beschäftigen sie sich hartnäckig mit dem Wegputzen des Überzuges. Und schließlich ist die Methode naturgemäß weniger zuverlässig als die Amputation.

Inzwischen wurden die im Dressurkästchen befindlichen Bienen von einer Hilfsperson durch Verschließen des Flugloches eingesperrt.

Jene Tiere, die gerade abwesend waren und in den nächsten Minuten angeflogen kamen, wurden bei ihrer Ankunft mit einem Schmetterlingsnetz weggefangen. Unterläßt man dies, so kann gelegentlich die fühlerlose Biene zum Aufsuchen des Duftkästchens durch das Beispiel der nicht operierten Tiere veranlaßt werden. Ich habe mich zwar überzeugt, daß die Versuchsergebnisse durch die Anwesenheit der anderen Tiere nicht wesentlich verschoben werden, habe aber doch der reineren Bedingungen wegen vor jedem Versuche die normalen Individuen in der geschilderten Weise ausgeschaltet.

Nun wurden 4 reine Kästchen aufgestellt, von denen eines mit Tuberosenblütenöl, aber keines mit Zuckerwasser versehen war; wie beim Vorversuch wurde das Duftkästchen an eine vom letzten Futterplatze abweichende Stelle gesetzt. Und nun ließ ich durch Öffnen der Fangschere die operierte Biene frei. Sie flog von einem Kästchen zum anderen, verweilte vor jedem Flugloche kurze Zeit schwebend, wie es die normalen Bienen auf der Suche nach dem Duftkästchen machen, kam so auch an das Tuberosenkästchen, ohne sich hier länger aufzuhalten als vor den duftlosen und flog schließlich nach 3 Minuten davon, ohne daß sie in ein Kästchen hineingegangen wäre.

Jetzt stellte ich das Futterkästchen wieder auf und ließ die Gefangenen frei. Nachdem sie eine Weile gefüttert worden, fing ich No. 1, als sie ins Duftkästchen schlüpfen wollte, und verfuhr genau so wie bei der früheren. Der beiden Fühler beraubt und wieder frei gelassen flog sie an jenen Platz, wo sie zuletzt gefüttert worden war. Da stand nun ein duftloses Kästchen. Trotzdem schlüpfte sie hinein. Als sie darin kein Futter fand, umschwärmte sie auch die anderen Kästchen, ohne in eines hineinzuschlüpfen oder beim Duftkästchen länger zu verweilen, besuchte dann ein zweitesmal jenes duftlose Kästchen, umschwärmte abermals die anderen etwa 1 Minute lang und flog davon.

Schließlich wurde No. 5 (No. 2 und No. 3 waren ausgeblieben) gefangen und operiert. Sie umschwärmte 5 Minuten lang die Kästchen und verweilte scheinbar prüfend an allen Fluglöchern, schlüpfte 5mal in eines der duftlosen Kästchen, einmal in ein anderes, aber keinmal in das Duftkästchen.

Ich habe diesen Versuch mit 18 Bienen angestellt. Hierbei kamen verschiedene Düfte zur Anwendung, und zwar ausschließlich solche, bei welchen die Dressur rasch und sicher gelingt. Die Resultate sind in Tabelle 1 übersichtlich zusammengestellt. Jede Horizontalreihe bezieht sich auf eine Biene. Die Zahlen geben an,

wie oft sie während 5 Minuten (vom Momente des Auffliegens nach der Operation an gerechnet) in die 4 Kästchen geschlüpft ist. Das * bezeichnet das Kästchen, welches an jenem Platze stand, wo die Biene vor dem Versuche zuletzt gefüttert worden war.

Es kam (selten) vor, daß eine Biene nach der Operation abflog, ohne sich um die Kästchen zu kümmern. Solche Fälle sind nicht einbezogen. Wo man als Frequenz 4 Nullen verzeichnet findet, hat die Biene die Fluglöcher umschwärmt, ohne hineinzuschlüpfen.

Tabelle 1.

Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach Amputation beider Fühler.

Protokoll No.	Dressurduft [1])	Frequenz der Kästchen während 5 Min.			
		Duft	duftlos	duftlos	duftlos*
15	Fenchelöl s.	0	0	0	0
16	„	0	0	0	1
17	„	0	0	0	7
18	„	1	0	0	0
29	Verbenaöl	2	0	0	3
30	„	1	1	2	1
31	„	0	2	4	3
35	„	1	0	0	0
36	„	0	1	0	0
39	„	0	4	2	5
41	„	1	1	0	2
43	„	1	0	0	1
55	„	0	0	0	0
56	„	0	0	1	0
57	„	0	0	1	0
60	Tuberosenblütenöl	0	0	0	0
61	„	0	0	0	2
62	„	0	1	5	0
	Summa	7	10	15	25

In derselben Weise werden die Kontrollversuche mit Farben ausgeführt. Es wird z. B. die Vorderfront des einen Kästchens mit blauem Papier, die Vorderfronten der 3 anderen Kästchen mit gelben Papieren bekleidet [2]). Dann werden einige

1) Über die Herkunft und Zusammensetzung der Blumendüfte und ätherischen Öle, die im Verlaufe dieser Arbeit zur Anwendung kamen, habe ich schon bei anderer Gelegenheit berichtet ([17] p. 37—42).

2) HERING'sche Papiere, bezogen von RIETZSCHEL, Leipzig, Kreuzstr. 12. Bei der Wahl der Farben ist die Rotgrün-Blindheit der Bienen zu berücksichtigen (vgl. [16] p. 30—43).

Bienen durch Fütterung im Blaukästchen etwa 1 Stunde lang auf Blau dressiert und nun beginnen die Versuche. Ein Tier wird gefangen und operiert, die anderen werden weggesperrt. Die Kästchen werden durch 4 reine, mit frischen Papieren bekleidete Kästchen ersetzt; keines enthält Zuckerwasser, das Blaukästchen kommt an einen vom Orte der letzten Fütterung abweichenden Platz. Nun wird die fühlerlose Biene freigelassen. Sie fliegt sofort auf das Blaukästchen zu und umschwärmt es in unzweideutiger Weise. Oft schlüpft sie in das Flugloch des blauen Kästchens hinein, oft sucht sie sein Flugloch zu gewinnen, ohne daß es ihr glückt (vgl. S. 470). Die gelben Kästchen werden gar nicht beachtet, d. h. nicht umschwärmt. Umgekehrt verhalten sich die fühlerlosen Bienen nach Dressur auf Gelb. Ich habe den Versuch mit 17 Bienen angestellt und die Frequenzen der Kästchen, die jeweils binnen 5 Minuten nach dem Auffliegen der operierten Biene zu verzeichnen waren, in die Übersichtstabelle 2 eingetragen.

Tabelle 2.

Auf eine Farbe dressierte Bienen, Verhalten nach Amputation beider Fühler.

Protokoll No.	Dressurfarbe	Frequenz der Kästchen während 5 Min.			
		Dressurfarbe	Gegenfarbe	Gegenfarbe	* Gegenfarbe
9	Gelb	1	0	0	0
10	„	3	0	0	0
11	„	1	0	0	0
12	„	1	0	0	0
21	Blau	3	0	0	0
22	„	0	0	0	0
23	„	0	0	0	0
24	„	3	0	0	0
45	Gelb	11	0	0	0
46	„	2	0	0	0
47	„	3	0	0	0
48	„	5	0	0	0
64	Blau	1	0	0	0
68	„	1	0	0	0
69	„	0	0	0	0
71	„	0	0	0	0
72	„	0	0	0	0
	Summa	35	0	0	0

In allen Fällen, wo die Bienen in das mit der Dressurfarbe bekleidete Kästchen nicht hineinschlüpften, umschwärmten sie es in so auffälliger Weise, daß seine Bevorzugung gegenüber den anderen Kästchen unzweifelhaft war.

b) Plattenversuche.

Die im vorigen Abschnitte beschriebenen Versuche waren in einer Beziehung nicht ganz befriedigend. Es schien für die fühlerlosen Bienen oft sonderbar schwierig, das enge Schlupfloch der Kästchen im Fluge zu gewinnen. So konnte man gelegentlich eine auf Blau dressierte Biene nach der Amputation ihrer Fühler wohl ein Dutzend mal gegen das Flugloch des blauen Kästchens anfliegen sehen, ohne daß sie auch nur ein einziges mal hineinschlüpfte. Ließ sich diese Schwierigkeit ausschalten, so mußte man stärkere Frequenzen und damit deutlichere zahlenmäßige Unterschiede erhalten. Das bezweckten die folgenden Versuche.

Ein abnormer Flug fühlerloser Insecten ist auch anderen Beobachtern schon aufgefallen. FOREL schreibt, daß Bienen und Wespen infolge des Verlustes der Fühler „nicht etwa unsicherer, sondern im Gegenteil scheinbar sicherer in ihrem Flug werden. Sie schwanken nicht mehr hin und her, bevor sie sich irgendwo niedersetzen, wie man dies ja besonders bei Wespen meistens beobachtet, sondern fliegen schnurgerade auf einen Punkt und setzen sich sofort nieder, wie die Fliegen und Wasserjungfern. . . . Es scheint mir klar darauf hinzudeuten, daß das Hin- und Herschwanken beim Fliegen den Tieren dazu dient, mittels ihrer Fühler gewisse Substanzen zu wittern“ ([15] p. 23). DEMOLL meint, daß der scheinbar sichere Flug vielleicht gerade die Folge einer gewissen Unsicherheit sei. Er konnte „an Tagschmetterlingen feststellen, dass der Flug der Tiere weniger wechselreich wird, wenn ihnen die Fühlerknöpfchen abgetragen worden sind. Lassen sie sich auf horizontaler Ebene nieder, so tritt nie vorher ein Schweben ein. Stets kommen sie so hart auf, daß man den Aufschlag auch aus einer Entfernung von 5 m deutlich vernimmt. An vertikalen Wänden anzufliegen gelingt ihnen selten. Meist stürzen sie nach heftigem Anprall zu Boden. Dies alles läßt an eine dynamische Funktion dieser Organe denken“ ([8] p. 73). Auch an meinen fühlerlosen Bienen fiel mir oft der stetige Flug auf. Wenn sie um den Versuchstisch herumschwärmten, vermißte man die kleinen Schwankungen und scharfen Kurven, die für das Flugbild normaler Tiere charakteristisch waren. Man hatte den Eindruck, als fehlte ihnen der Sinn für die feinere Regulierung des Fluges, insbesondere in der Nähe von Hindernissen; daher die häufig vergeblichen Bemühungen, das enge Flugloch der Kästchen zu gewinnen; auch sah ich sie bei ihren Kreisflügen wiederholt gegen die weiße Hausmauer stoßen und eine Strecke weit herunterstürzen, was bei normalen Bienen nicht vorkommt. Aber es gilt dies nicht all-

gemein. Unter den zahlreichen fühlerlosen Bienen, die ich beobachten konnte, habe ich auch viele gesehen, deren Flug völlig normal schien. Vielleicht sind diese Differenzen auf unkontrollierbare Unterschiede der Operation selbst oder ihrer Folgen zurückzuführen. Ich denke an eine Zerrung der Fühlernerven beim Abschneiden der Antennen oder an sekundäre, von der Wunde ausgehende Reizungen. Vielleicht vermitteln aber auch, wie dies SCHENK [62] für Schmetterlinge annimmt, die zahllosen Tasthärchen der Fühler eine Art Tasten in die Ferne, ähnlich wie bei Fledermäusen, die ja sogar ohne Hilfe des Gesichtes, nur durch ihren hochentwickelten Tastsinn, Hindernisse im Fluge vermeiden können. Dann könnte man die Differenzen z. B. so erklären, daß es manche Bienen rasch lernen, unter den veränderten Bedingungen auch die feinere Regulierung des Fluges nach den optischen Eindrücken vorzunehmen. Starke individuelle Unterschiede in der Anpassungsfähigkeit an neue Verhältnisse sind mir bei den Bienen auch sonst wiederholt aufgefallen (vgl. z. B. [17] p. 73, 74).

Statt der Duftkästchen kommen Duftplatten zur Anwendung. Vier quadratische Glasplatten von 10 cm Seitenlänge werden mit einer doppelten Lage grauen Fließpapieres bekleidet, welches um die Ränder nach unten umgeschlagen und so befestigt wird. Auf jede Platte wird ein Glasschälchen gesetzt. Eines von diesen wird mit Zuckerwasser gefüllt, die drei anderen bleiben leer. Um das Futterschälchen herum werden 8 Tropfen Verbenaöl[1]), welches als Dressurduft dienen soll — ich halte mich bei der Erörterung der Methode wieder an einen speziellen Fall —, aufgetropft, die drei anderen Platten werden in derselben Weise mit einem „Gegenduft", Majoranöl („Maj. wild", [17] p. 40) beschickt. Die Platten werden in Abständen von ca. 50 cm auf den Versuchstisch gelegt. Nun werden von dem benachbarten Futterplatze Bienen herbeigeholt; 5 Tiere lassen wir zu und kennzeichnen sie durch Betupfen des Thorax in verschiedenen Farben; weitere Neulinge werden, wie oben geschildert, weggesperrt. Fig. 1 auf Taf. 10 zeigt die Anordnung während der Dressur. Es sind zufällig gerade alle 5 Bienen gleichzeitig am Futterschälchen. Die Platten sind, um sie aus größerer Nähe photographieren zu können, aneinandergerückt; Fig. 5 zeigt sie in den Abständen, wie sie sonst eingehalten wurden.

Die beiden ätherischen Öle müssen so gewählt sein, daß ihre Tropfen auf den Fließpapieren genau gleich aussehen, da sonst eine optische Orientierung mitspielen könnte. Will man als Dressurduft und Gegenduft zwei Riechstoffe verwenden, deren Tropfen auf den Papieren ein ungleiches Aussehen zeigen (was bei zwei beliebig

1) Vgl. Anm. 1 auf S. 468.

herausgegriffenen ätherischen Ölen schon wegen des verschieden raschen Verdunstens meistens der Fall ist), so kann man sich so helfen, daß man die betropften Papiere mit einem engmaschigen Gewebe bedeckt. Ich verwendete einen Papierstoff, wie er als Ersatz für Bodentücher in den Handel kam (Fig. 2). Meist aber blieb ich bei dem offenen Darbieten gleich aussehender Dufttropfen.

Das Herbeiholen der Bienen von der ständigen Futterstelle zum Versuchstisch gestaltet sich bei den Plattenversuchen einfacher, weil das Eingewöhnen in die Kästchen wegfällt. Man entfernt das Futterglas von jener Futterstelle und stellt es auf die Dressurplatte, Sobald eine Biene dasselbe entdeckt hat und in regelmäßigen Flügen wiederkehrt, ersetzt man es durch das Glasschälchen. Noch rascher kam ich zum Ziele, wenn ich die mit dem Dressurduft betropfte Platte zunächst an der ständigen Futterstelle unter das Futterglas legte und, nachdem sich ca. 10 Bienen darauf niedergelassen, die Platte vorsichtig samt Glas und Bienen auf den Versuchstisch trug. Einige von den Tieren prägen sich den neuen Ort beim Abfliegen genügend ein, um, wenn sie bei der Rückkehr zur gewohnten Futterstelle dort kein Zuckerwasser antreffen, das Gefäß am nahen Versuchstisch schnell wiederzufinden.

Nun werden die Bienen unter häufigem Platzwechsel der Futterplatte dressiert. Läßt die Intensität der Düfte nach, so werden die Platten mit frischen Tropfen beschickt. Nach einstündiger Dressur überzeugen wir uns, daß die Dressur gelungen ist. Wir entfernen die 4 Platten, ersetzen sie durch 4 andere, mit frischen Papieren und frischen Dufttropfen versehene Glasplatten und geben auf jede Platte ein leeres, reines Glasschälchen. Natürlich wird die Dressurduftplatte nicht an den Platz gelegt, an welchem zuletzt gefüttert worden war. Die 5 Bienen seien wieder mit No. 1—5 bezeichnet. Es setzte sich während 5 Minuten die Biene No. 1 9mal, No. 2 8mal, No. 3 1mal, No. 4 13mal, No. 5 8mal auf die mit Verbenaöl (Dressurduft) betropfte Platte, keine setzte sich auf eine der 3 anderen, mit Majoranöl beschickten Platten.

Jetzt wird die frühere Anordnung wieder hergestellt und noch $^1/_4$ Stunde gefüttert. Denn wenn man nach einer solchen, 5 Minuten währenden Unterbrechung nicht wieder Futter reichte, so würden sich die Bienen bald verfliegen.

Hierauf beginnen wir mit den Amputationsversuchen. Bei No. 1 mißglückt die Sache. Der Fühler beraubt und wieder frei gelassen, fliegt sie ab, ohne sich um den Versuchstisch zu kümmern.

Nach einer Weile fange ich No. 5 in der früher geschilderten Weise und schneide ihr beide Fühler an der Wurzel ab. Während dies geschieht, werden die übrigen, gerade am Futterschälchen

sitzenden Bienen durch Bedecken mit einem kleinen Kästchen für die Dauer des Versuches eingesperrt; solche, die abwesend sind, werden bei ihrer Wiederkehr mit dem Schmetterlingsnetz weggefangen. Nachdem 4 reine, mit frischen Papieren und frischen Düften versehene Platten aufgelegt und mit 4 leeren, reinen Glasschälchen versehen sind, wird die operierte Biene freigelassen.

Sie sucht ihre Tätigkeit da fortzusetzen, wo sie vorhin, bei ihrer Ankunft, unterbrochen worden war und fliegt zunächst an jenen Platz, wo sie bei ihren letzten Sammelflügen den Verbenaduft und das Zuckerwasser vorgefunden hatte. Da liegt nun eine Platte mit dem Gegenduft Majoranöl. Während eine normale Biene sofort abgeschwenkt und sich suchend den anderen Platten zugewandt hätte, setzt sich unser Tierchen nieder und noch dazu mitten auf einen Tropfen des Majoranöles; sie untersucht das Schälchen und wie sie es leer findet, fliegt sie auf, um sich sogleich ein 2. Mal auf dieser Platte niederzulassen. Dann fliegt sie zu den anderen Platten, über jeder in knappem Abstande ein Weilchen schwebend, wie es normale Bienen beim Beriechen der Platten auch machen (ein solcher Moment des „Beriechens“ einer Duftplatte durch eine fühlerlose Biene ist in Fig. 3 photographisch festgehalten). Sie schwebt hierbei in den Wolken des Duftes, die von den Tropfen aufsteigen und auf die Mc Indoo'schen Riechporen an Flügeln und Beinen aufs schönste einwirken könnten. Aber sie wendet sich von der Dressurduftplatte ebenso rasch ab wie von den anderen und nur zu jener Gegenduftplatte, die am alten Futterplatze liegt, kehrt sie hartnäckig immer wieder zurück, läßt sich 6 mal auf ihr nieder und sucht das Schälchen ab. Nach 5 Minuten wird die alte Anordnung wieder hergestellt, die eingesperrten Bienen werden freigelassen und weiter auf der Verbenaplatte gefüttert.

Nach 10 Minuten fange ich No. 2, wie sie eben zum Zuckerwasser fliegen will und verfahre auf dieselbe Weise. Auch sie fliegt, freigelassen, zunächst an den Platz, wo sie zuletzt gefüttert worden war, aber ohne sich niederzulassen. Dann schwärmt sie von einer Platte zur anderen, scheinbar überall nach dem vertrauten Duft suchend, und setzt sich insgesamt während 5 Minuten 1 mal auf eine, 2 mal auf eine andere und 3 mal auf die 3. Gegenduftplatte, nur just zum Dressurduft kein einziges mal.

So wird nun eine Biene nach der anderen hergenommen, bis der Vorrat an dressierten Tieren erschöpft ist. An einem anderen Tage wird die Sache mit denselben oder mit anderen Düften wieder-

Tabelle 3. Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach Amputation beider Fühler.

Protokoll No.	Dressurduft	Gegenduft	Frequenz der Platten während 5 Min.			
			Dressur-duft	Gegen-duft	Gegen-duft	* Gegen-duft
87	Verbenaöl [1])	Majoranöl w.	0	0	0	6
88	„	„	0	3	1	2
93	Majoranöl w.	Verbenaöl	1	3	0	7
94	„	„	0	1	0	0
95	„	„	0	2	0	3
96	„	„	0	0	0	1
109a	Verbenaöl	Majoranöl w.	0	0	0	0
109b	„	„	0	1	0	5
111	„	„	0	4	0	0
113	„	„	11	0	0	0
118	Sternanisöl	Cedratöl	0	1	3	1
121	„	„	0	3	0	1
122	„	„	1	4	0	1
123	„	„	1	1	0	2
127a	Cedratöl	Myrtenöl	0	0	0	0
127b	„	„	0	0	0	5
127c	„	„	0	1	0	4
129	„	„	0	0	4	1
131a	„	„	0	0	0	5
131b	„	„	0	0	0	5
132	„	„	2	4	7	4
133	„	„	0	0	0	0
146a	Geraniumöl R.	Kirschlorbeeröl	2	2	2	3
146b	„	„	0	2	3	7
147	„	„	0	0	1	1
153	„	„	0	0	0	4
171	„	„	5	0	0	0
180a	Citronellöl	Fenchelöl b.	1	2	0	16
180b	„	„	0	0	0	3
181a	„	„	0	3	0	2
181b	„	„	0	0	1	0
182	„	„	0	0	0	0
185	„	„	0	0	0	0
186	„	„	6	7	0	2
196	„	Majoranöl cult.	1	1	0	0
201a	„	Sternanisöl	0	0	0	0
201b	„	„	1	0	9	0
202a	„	„	0	1	2	1
202b	„	„	0	14	2	0
202c	„	„	1	1	0	26
204	„	„	0	0	0	9
207	„	„	0	10	0	3
208	„	„	0	1	0	1
222	Pfefferminzöl	Majoranöl cult.	0	1	0	3
		Summa	33	73	35	134

1) Vgl. Anm. 1 S. 468.

holt und so habe ich diesen Versuch 44mal angestellt. Die Resultate sind in Tabelle 3 eingetragen.

Zu dieser Tabelle sind noch einige Bemerkungen zu machen. Es bezieht sich wieder jede Horizontalreihe auf eine Biene und die Zahlen geben an, wie oft sie sich während 5 Minuten (vom Momente des Auffliegens gerechnet) auf jede Platte gesetzt hat. Manchmal kam eine fühlerlose Biene auch weiterhin zum Futterplatz und konnte zu mehreren Versuchen benützt werden (vgl. S. 478 ff.); solche Fälle, die sich auf mehrere Versuche an ein und derselben Biene beziehen, tragen in der Tabelle die gleiche Protokollnummer mit verschiedenen Buchstaben.

In der mit einem * bezeichneten Kolonne sind die Frequenzen der Platte eingetragen, die jeweils dort lag, wo die Biene vor dem Versuch zuletzt gefüttert worden war. Diese Platte wurde durchschnittlich fast dreimal so oft beflogen als die anderen. Es macht sich also nun, wo die Orientierung durch den Geruch offenbar wegfällt, der gute Ortsinn der Bienen, trotz des häufigen Platzwechsels der Futterplatte während der Dressur, deutlich bemerkbar. Daß die mit dem Dressurduft beschickte Platte durchschnittlich die geringste Frequenz zeigt, dürfte damit zusammenhängen, daß ich sie in der Mehrzahl der Fälle an jenen Platz gab, welcher dem letzten Futterplatze diagonal gegenüber lag, also am weitesten von ihm entfernt war. Natürlich geschah dies auch bei den Kontrollversuchen an normalen Tieren und bei den Farbversuchen an operierten Bienen, ohne dort das positive Ergebnis im geringsten zu stören.

Einige Male findet man 4 Nullen verzeichnet. Dann hat sich die Biene auf keine der Platten gesetzt, wohl aber dieselben umschwärmt. Jene vereinzelten Fälle, wo die Biene nach Amputation der Fühler abflog ohne sich um die Platten zu kümmern, sind in die Tabelle nicht aufgenommen.

Es ist noch hervorzuheben, daß in 2 Fällen (Protokoll No. 113 u. 171) von der fühlerlosen Biene ausschließlich der Dressurduft, in einem Falle 11mal, im anderen Falle 5mal beflogen wurde. Es kann dies Zufall gewesen sein. Ein hartnäckiges Befliegen einer bestimmten, nicht an der letzten Futterstelle liegenden Platte war auch sonst gelegentlich zu beobachten (Protokoll No. 201 b, 202 b, 207). Es kann aber auch sein, daß hier eine optische Orientierung mitgespielt hatte. In beiden Fällen hatte ich nämlich, durch den Ausfall der vorangegangenen Versuche sorglos gemacht, auf ein völlig gleiches Aussehen der Tropfen von Duft und Gegenduft nicht genügend geachtet. Ich glaubte mir dies erlauben zu dürfen, da es ja nur gegen und nicht für das erwartete Resultat Einfluß nehmen konnte. Es ist nun möglich, daß manche Bienen mehr als andere auf solche optische Merkmale achteten und sie nach dem Wegfallen der geruchlichen Orientierung als Anhaltspunkte benützten. Jedenfalls kam eine Bevorzugung des Dressurduftes von seiten fühlerloser Bienen nicht vor, wenn die Tropfen für unser Auge gleich aussahen oder durch Bedecken mit dem oben erwähnten Maschenwerke den Blicken entzogen waren.

Die Bienen benehmen sich bei diesen Versuchen nicht so, wie man es erwarten würde, wenn das Abschneiden der Fühler ihre Reaktionsfähigkeit schwer beeinträchtigt hätte. Denn sie suchen offenkundig nach dem Dufte. Und daß sie tatsächlich fähig sind, auf andere als Geruchsreize normal zu reagieren, zeigen klar die folgenden Kontrollversuche.

Wir legen wieder 4 Glasplatten auf, von welchen 3 mit blauem Papier bekleidet sind und mit leeren Glasschälchen versehen werden. Die 4. Platte ist mit gelbem Papier bekleidet und ihr Glasschälchen mit Zuckerwasser beschickt. 5 Bienen werden in der gewohnten Weise herbeigeholt und auf Gelb dressiert. Nach einstündiger Fütterung überzeugen wir uns, daß die Dressur bereits gelungen ist. Wir legen 4 neue, mit unbenützten Papieren bekleidete Platten auf, geben das gelbe Papier an eine vom letzten Futterplatze abweichende Stelle und setzen auf alle Platten reine, leere Glasschälchen. Die Bienen seien wieder mit No. 1—5 bezeichnet. Während 5 Minuten läßt sich No. 1 12mal, No. 2 4mal, No. 3 2mal, No. 4 2mal, No. 5 1mal auf dem gelben Papier nieder, keine setzt sich auf eines der blauen Papiere.

Nach neuerlicher Fütterung fangen wir No. 2, wie sie sich eben ans Zuckerwasser setzen will und schneiden ihr beide Fühler an der Wurzel ab. Die anderen 4 Bienen werden eingesperrt und auf dem Versuchstisch 4 reine Platten mit frischen Papieren und reinen, leeren Schälchen in der oben geschilderten Weise aufgelegt. Nun wird die Biene frei gelassen. Sie fliegt sofort auf das gelbe Papier los und setzt sich im Verlaufe von 5 Minuten 16mal darauf. Immer wieder untersucht sie das Gelbschälchen welches doch bisher stets Zuckerwasser enthalten hatte, immer wieder schwingt sie sich in die Luft, wie um sich zu orientieren, und stürzt von neuem auf das Gelb los. Die blauen Papiere beachtet sie nicht im geringsten.

So wird nun eine Biene nach der anderen auf ihr Verhalten gegenüber der Dressurfarbe geprüft. Ich brauche darauf im einzelnen nicht weiter einzugehen sondern kann auf Tabelle 4 verweisen, in welcher ich die Resultate der solcherart an 22 Bienen durchgeführten Versuche eingetragen habe. Nur 3 Bienen haben sich nicht auf die Dressurfarbe gesetzt, aber auch diese haben sie in unzweideutiger Weise hartnäckig umschwärmt. Niemals hat eine fühlerlose Biene eine mit der Gegenfarbe versehene Platte beflogen.

Die Photographie Fig. 4 zeigt, wie eine fühlerlose Biene das Glasschälchen auf der Dressurfarbe (hier Blau) in der charakteristischen Weise absucht. In der Photographie Fig. 5 ist derselbe Vorgang aus größerer Entfernung aufgenommen, so daß die Platten in den normalen Abständen aufgelegt werden konnten. Es dürfte ersichtlich sein, daß auch in jenen Fällen, wo sich die Biene nicht niederließ, bei solchen Abständen kein Zweifel herrschen konnte, welche der 4 Platten sie anflog und umschwärmte.

Tabelle 4.

Auf eine Farbe dressierte Bienen, Verhalten nach Amputation beider Fühler.

Protokoll No.	Dressurfarbe	Gegenfarbe	Frequenz der Platten			
			Dressurfarbe	Gegenfarbe	Gegenfarbe	* Gegenfarbe
74	Blau	Gelb	0	0	0	0
75	„	„	12	0	0	0
77	„	„	1	0	0	0
79	„	„	11	0	0	0
80	„	„	14	0	0	0
82	„	„	6	0	0	0
99	Gelb	Blau	16	0	0	0
100	„	„	0	0	0	0
101	„	„	7	0	0	0
102	„	„	14	0	0	0
103	„	„	7	0	0	0
136	Blau	Gelb	2	0	0	0
137	„	„	2	0	0	0
138	„	„	1	0	0	0
139	„	„	3	0	0	0
140	„	„	13	0	0	0
141	„	„	10	0	0	0
156	„	„	1	0	0	0
158	„	„	3	0	0	0
160	„	„	2	0	0	0
161	„	„	0	0	0	0
162	„	„	3	0	0	0
		Summa	128	0	0	0

Die Ergebnisse der bisher besprochenen Versuche lassen sich dahin zusammenfassen: Auf einen **Duft** dressierte Bienen,

denen beide Fühler an der Wurzel abgeschnitten wurden, sind nicht mehr fähig, den Dressurduft unter anderen Düften oder duftlosen Gegenständen herauszufinden. Auf eine **Farbe** dressierte Bienen fliegen nach genau gleicher Behandlung stets auf die Dressurfarbe los, und nur auf diese. Das Ausbleiben der Duftreaktion kann daher nicht auf eine mit der Amputation der Fühler verbundene allgemeine Schädigung des Organismus (auf eine Art Schockwirkung), sondern nur auf das Wegfallen der Geruchsorgane bezogen werden. Es stehen somit die Fühler der Biene im Dienste des Geruchsinnes.

Die Bienen, denen beide Fühler amputiert waren, trieben sich selten länger als 5 Minuten am Versuchstische, vergeblich nach dem Futter suchend, herum. Dann flogen sie ab und ließen sich meist nicht mehr blicken. Ich vermute, daß sie sich in dem dunklen Innenraum ihres Stockes, wo sie zur Orientierung wohl hauptsächlich auf den Geruchsinn angewiesen sind, nicht mehr zurecht gefunden haben.

Darum ist es von Wichtigkeit, zu den Versuchen stets solche Bienen zu nehmen, die gerade vom Stocke kommen und zum Zuckerwasser wollen. Diese suchen auch nach der Operation zunächst das Futter. Operiert man hingegen eine Biene, die sich schon vollgesogen hat, so fliegt sie nachher zunächst heim und pflegt dann nicht wieder zu kommen.

Doch gibt es Ausnahmen. Es ist mir im Verlaufe der Arbeit wiederholt begegnet, daß fühlerlose Bienen wiederkehrten und so regelmäßig, als wäre nichts geschehen, mit dem Eintragen des Zuckerwassers fortfuhren.[1]) Solche Fälle sind besonders lehrreich. Zwei Beispiele werden dies klar machen:

---

1) Man kann sich dieses abweichende Verhalten einzelner Bienen auf verschiedene Weise zurecht legen. Ich habe gelegentlich beobachtet, daß manche mit Zuckerwasser heimkehrende Bienen dasselbe schon am Flugloche an andere Bienen abgeben und nicht ins Innere des Stockes vordringen. Dann fällt natürlich auch die Schwierigkeit fort, sich ohne Hilfe des Geruchsinnes im Finstern zu orientieren. Doch dürften andere Faktoren mit im Spiele sein. Ich könnte darüber nur Vermutungen äußern.

Ich schnitt einer Biene, die auf Geraniumöl dressiert war, beide Fühler an der Wurzel ab. Der Gegenduft war Kirschlorbeeröl. Sie flog davon, ohne sich nach den Duftplatten umzusehen. Nach 5—10 Minuten, als das Zuckerwasserschälchen bereits wieder aufgestellt war und 5 andere gezeichnete Bienen daran sogen, kehrte sie zurück, setzte sich zu ihnen und füllte ihre Honigblase. Dann flog sie heim, kam, wie ein normales Tier, nach wenigen Minuten zurück und setzte sich direkt zum Futterschälchen, welches noch am gleichen Platze stand wie bei ihrer letzten Anwesenheit. Wieder flog sie heim, wieder kehrte sie nach Ablauf der normalen Zeitspanne zurück und nun fing ich sie, ersetzte rasch die Duftplatten durch reine, mit frischem Duftstoff betropfte und reinen, leeren Glasschälchen versehenen Platten, die in veränderter Anordnung aufgelegt wurden. Dann ließ ich sie fliegen. Die normalen Bienen waren weggesperrt. Fig. C zeigt die Anordnung der Platten. Das Sternchen bezeichnet die Stelle des letzten Futterplatzes. Der Kürze halber bezeichne ich die Platten mit Nummern (vgl. Fig. C). Die Biene schwärmte um die Platten und setzte sich der Reihe nach auf No. 1, 3, 4, 4, 2, 2, 1, 3, 3. Sie suchte offenkundig ein Schälchen nach dem anderen ab, ohne sich irgendwie durch die Düfte beeinflussen zu lassen. Nun bot ich wieder auf der Geraniumplatte Zuckerwasser, das von den normalen, wieder in Freiheit gesetzten Tieren sofort gefunden wurde. Unsere operierte Biene setzte sich zu ihnen und trank. Sie kam auch weiterhin zum Futterschälchen, aber wenn dort gerade keine anderen Bienen saßen, die ihr als Wegweiser dienen konnten, und wenn auch die Platte mit dem Futterschälchen nicht mehr da stand, wo sie dieselbe bei ihrem letzten Fluge verlassen hatte und wohin sie sich bei ihrer Rückkehr zunächst zu wenden pflegte, dann flog sie planlos von einem Schälchen zum anderen und es dauerte manchmal lange, bis sie, sichtlich durch Zufall, das Zuckerwasser fand.[1]) Noch einmal — es war $1\,^1/_2$ Stunden nachdem ich ihr die Fühler abgeschnitten hatte — benützte ich die Gelegenheit zu einem Versuch mit reinen, leeren Glasschälchen. Die Platte mit dem Dressurduft (Geraniumöl) legte ich diesmal auf Platz No. 2 (vgl. Fig. C), der letzte Futterplatz war, wie beim früheren Versuch, No. 3. Sie setzte sich der Reihe nach auf No. 3, 4, 3, 3, 3, 4, 3, 3, 1, 1, 4, 3.

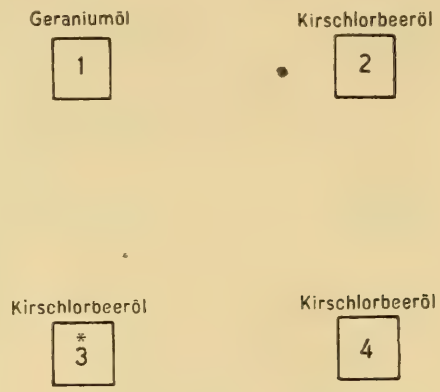


Fig. C (vgl. Text).

Ein andermal schnitt ich einer auf Citronellöl dressierten Biene beide Fühler an der Wurzel ab. Gegenduft war Sternanisöl. Sie umschwärmte

1) Nebenbei sei erwähnt, daß man eine fühlerlose Biene, während sie am Zuckerwasser saugt, mit dicken Wolken von Tabakrauch anqualmen kann, ohne daß sie sich im geringsten stören läßt — ein eigenartiger Anblick für jeden Bienenkenner.

die Duftplatten und ließ sich auf einigen nieder, ohne den Dressurduft zu finden. Dann flog sie ab. Als später das Zuckerwasser wieder aufgestellt war, kehrte sie zurück, setzte sich zu anderen saugenden Bienen und trank. In der folgenden Stunde verkehrte sie in regelmäßigen Flügen, Futter sammelnd, zwischen dem Versuchsplatze und dem Bienenstande. Sie benahm sich in jeder Hinsicht normal, nur daß sie das Futterschälchen nicht mehr mit Hilfe des Geruchsinnes auffand. Dies wurde offenkundig, sobald man das Zuckerwasser entfernte und 4 neue Platten mit leeren Schälchen darbot. Die Anordnung bei einem solchen Versuch ist in Fig. D skizziert. Gleichzeitig mit unserer fühlerlosen Biene kam eine andere angeflogen, die noch im Besitze ihres Riechvermögens war. Diese wurde ausnahmsweise nicht weggefangen und setzte sich während 5 Minuten 7 mal auf No. 1, keinmal auf eine Gegenduftplatte. Die Fühlerlose setzte sich während derselben Zeit 8 mal auf No. 2, dann auf No. 3, 4 mal auf No. 2, nochmals auf No. 3, noch 2 mal auf No. 2. Sie kam nun weiterhin zum wieder dargereichten Futter und setzte sich bei einem späteren Versuche binnen 5 Minuten 26 mal auf die Gegenduftplatte, welche da lag, wo sie zuletzt Futter vorgefunden hatte, nur je 1 mal flüchtig auf eine andere Gegenduftplatte und zum Dressurduft. — Ich könnte noch eine Reihe solcher Beispiele anführen.

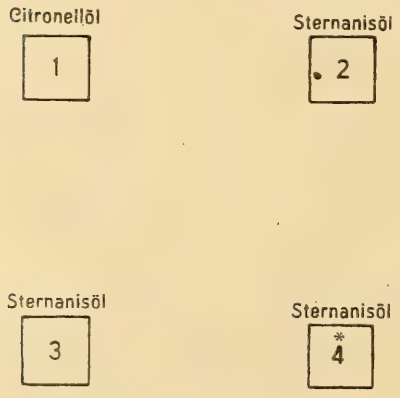


Fig. D (vgl. Text).

Auch bei farbdressierten Bienen habe ich es mehrmals erlebt, daß eine Biene nach dem Abschneiden beider Fühler ihre Sammeltätigkeit noch stundenlang eifrig fortsetzte. Diese Tiere benahmen sich in jeder Beziehung wie normale Bienen und verrieten nie die geringste Schwierigkeit, das Futterschälchen auf der Dressurfarbe aufzufinden.

Wie sind diese Tatsachen mit der Ansicht MCINDOO's und einiger anderer Forscher, welche die Geruchsfunktion der Insectenfühler leugnen, vereinbar? Diese Beobachter nehmen an, daß das Abschneiden der Antennen bei den Insecten und insbesondere auch bei der Honigbiene einen schweren Schock und eine allgemeine Reaktionsunfähigkeit zur Folge habe.

Die Unhaltbarkeit des Versuches, das Ausbleiben einer Reaktion auf Gerüche bei fühlerlosen Bienen auf diesem Wege zu erklären, kommt durch solche Beobachtungen, wie ich sie eben geschildert habe, sinnfällig zum Ausdruck. Eine fühlerlose Biene, die das Futterschälchen aufsucht und ihre Honigblase mit Zuckerwasser vollpumpt, dann heimfliegt und sich ihrer Bürde entledigt, zurückkehrt um zu trinken und wieder heimwärts eilt und so fort stunden-

lang in regelmäßigen Flügen, ganz wie ein normales Tier — eine solche Biene ist eben nicht in ihrer allgemeinen Reaktionsfähigkeit geschädigt und steht nicht unter der Wirkung eines schweren Schockes. Trotzdem ist sie unfähig, den intensiven Duft, der sie vordem so sicher geleitet hat, beim Aufsuchen des Futterschälchens zu verwerten, nach Stunden so gut wie unmittelbar nach der Operation. Wir können in diesen Beobachtungen an wiederkehrenden Bienen eine Bestätigung der Schlußfolgerung erblicken, die sich aus den Kontrollversuchen mit Dressur auf Farben ergeben hat: Daß das Verhalten der fühlerlosen Bienen nur erklärbar ist, wenn sie mit den Antennen auch ihren Geruchsinn verloren haben.

3. Das Verhalten von Bienen mit partiell amputierten Fühlern.

Über das Verhalten von Bienen, welchen ich nur einen Fühler abgeschnitten habe, werde ich mich kurz fassen können. Sie benehmen sich nahezu oder völlig wie normale Tiere. Dagegen wird uns die partielle Amputation beider Fühlergeißeln nicht nur auf einem neuen Wege eine Bestätigung der Resultate des vorigen Kapitels bringen, sondern auch dazu beitragen, die Frage nach dem Sitz des Geruchsinnes noch weiter zu klären.

Denn es lassen sich die bisher erzielten Versuchsergebnisse, wenn man will, mit der Annahme vereinbaren, daß die Fühler der Bienen zwar der vornehmliche, aber nicht der ausschließliche Sitz von Geruchsorganen seien. Es könnten solche in geringerer Zahl auch an anderen Körperstellen vorkommen, aber für sich allein beim Fehlen der Antennen nicht ausreichen, um das Insect zu normalen Geruchsreaktionen zu befähigen. Das Verhalten der Bienen mit partiell amputierten Fühlergeißeln macht eine solche Annahme äußerst unwahrscheinlich.

a) Versuche mit Amputation eines Fühlers.

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie bei den im vorigen Kapitel beschriebenen Experimenten. Wurde eine Biene, die auf einen Duft dressiert war, nach Amputation eines Fühlers frei gelassen, so bevorzugte sie den Dressurduft in entschiedener Weise. Nur wenn die Riechstoffe, wie es bei dem Versuch Prot. No. 119 (Tab. 5) der Fall war, vor dem Experiment nicht frisch aufgetropft wurden und die Platten daher relativ schwach dufteten, legte wohl

das operierte Tier eine größere Unsicherheit an den Tag als eine normale Biene.

Ich habe die Ergebnisse dieser Versuche, die sich auf 11 Bienen erstrecken, in Tabelle 5 eingetragen. Protokoll No. 34 und 35 beziehen sich auf Kästchenversuche, die übrigen auf Plattenversuche.

Tabelle 5.

Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach Amputation eines Fühlers.

Protokoll No.	Dressurduft	Gegenduft	Frequenz der Kästchen oder Platten während 5 Min.			
			Dressurduft	Gegenduft	Gegenduft	* Gegenduft
34	Verbenaöl	duftlos	2	0	0	0
35	„	„	6	0	0	0
108	„	Majoranöl w.	17	0	0	0
110	„	„	11	4	0	0
112	„	„	22	0	0	0
117	Sternanisöl	Cedratöl	3	0	0	0
119	„	„	2	0	1	1
120	„	„	7	0	0	1
126	Cedratöl	Myrtenöl	7	0	0	0
128	„	„	9	0	0	0
130	„	„	9	0	0	1
		Summa	95	4	1	3

b) Versuche mit partieller Amputation beider Fühlergeißeln.

Zum Verständnis des Folgenden muß ich eine Bemerkung über die Anatomie des Bienenfühlers vorausschicken.

Der Fühler einer Arbeiterin ist 12gliedrig; er besteht aus dem Schaft (*S*, Fig. E) und der 11gliedrigen Geißel.[1]) Sinnesorgane, welche als Organe des Geruches in Betracht kommen, finden sich nur auf den letzten 8 Geißelgliedern; die

1) In einem Vortrage ([18] p. 26) habe ich aus Versehen die Fühlergeißel als 12gliedrig angenommen. Damals konnte ich auch über die Wirkung der beiderseitigen partiellen Fühleramputation nur näherungsweise Mitteilungen machen. Die eingehenden Versuche, welche den Angaben dieses Kapitels als Grundlage dienen, habe ich erst nach der Publikation jenes Vortrages ausgeführt.

3 ersten Geißelglieder sind frei von ihnen (vgl. Fig. E). Auf den feineren Bau dieser Organe werde ich im nächsten Abschnitte zu sprechen kommen.

Bei einiger Übung gelingt es, die Fühlergeißeln mit einer feinen Schere genau an der gewünschten Stelle abzuschneiden. Die Bienen wurden nach der Operation, ebenso wie bei den früher beschriebenen Versuchen, zunächst 5 Minuten lang auf ihr Verhalten gegenüber den Düften geprüft. In der Regel waren sie nach Ablauf der 5 Minuten noch nicht abgeflogen, sondern gingen, wenn nun wieder Futter gereicht wurde, ans Zuckerwasser. Sehr häufig kehrten sie auch später in regelmäßigen Flügen wieder. Während sie ~~am~~ Zuckerwasser sogen, konnte der Erfolg der Operation, d. h. die Zahl der erhalten gebliebenen Geißelglieder, in Muße mit einer scharfen Lupe kontrolliert werden. Versuchsergebnisse, die sich auf Bienen beziehen, an welchen eine nachträgliche genaue Kontrolle der Operation nicht möglich war, wurden nicht verwertet. Die heiklen Experi-

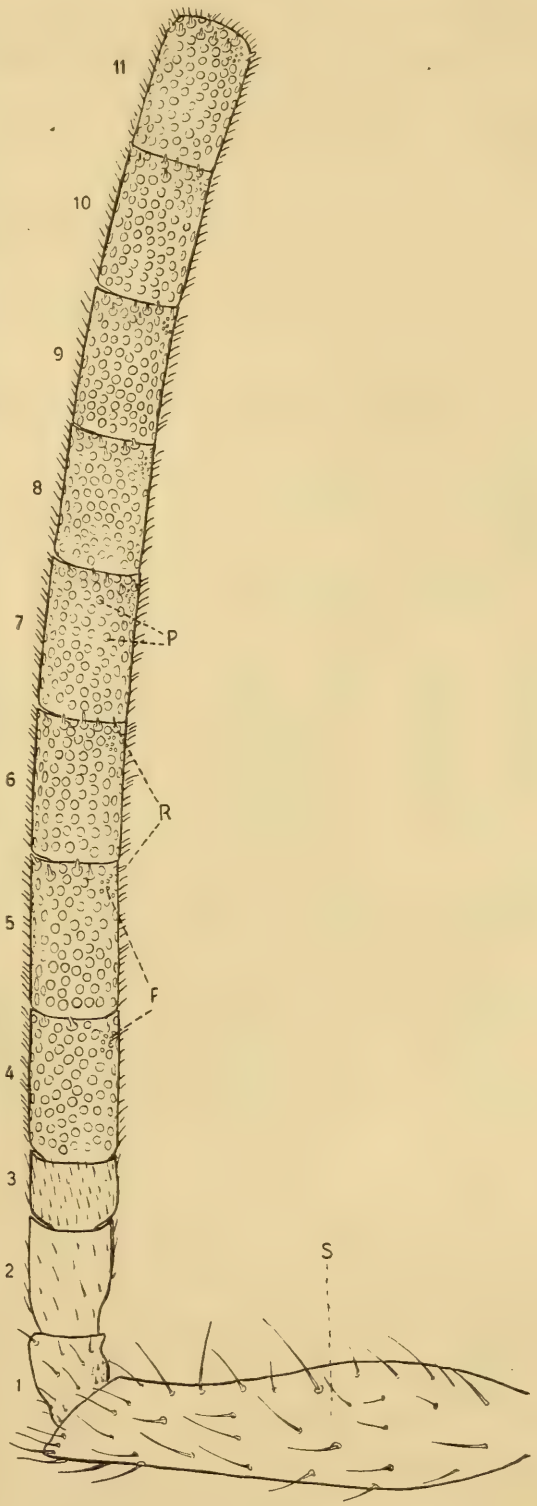


Fig. E. Fühler einer Biene (Arbeiterin), von der medialen Seite gesehen. Die zahlreichen Tasthaare, welche zwischen den Porenplatten stehen, sind nur an den Rändern gezeichnet (vgl. Fig. F, S. 499). *S* Schaft. *1—11* Geißelglieder. *P* Porenplatten. *R* Riechkegel. *F* Mündungen der Flaschenorgane.

Tabelle 6.

Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach partieller Amputation beider Fühlergeißeln.

Protokoll No.	Zahl der erhaltenen Geißelglieder links	rechts	Dressurduft	Gegenduft	Frequenz der Platten: Dressurduft	Gegenduft	Gegenduft	*Gegenduft
257a	3	3	Amylacetat [1])	Pfefferminzöl	1	1	1	2
257b	„	„	„	„	0	0	1	2
259	„	„	„	„	4	4	5	1
261a	„	„	„	„	0	0	0	0
261b	„	„	„	„	0	1	1	1
261c	„	„	„	„	0	0	1	0
279a	„	„	Methylheptenon [1])	„	5	1	5	3
279b	„	„	„	„	3	4	1	1
280	„	„	„	„	3	1	1	1
292	„	„	„	„	1	2	3	1
293a	„	„	„	„	4	4	9	1
293b	„	„	„	„	2	1	5	4
293c	„	„	„	„	9	8	10	9
214	„	2	Citronellöl	Sternanisöl	0	1	0	0
297a	„	„	Methylheptenon	Pfefferminzöl	0	0	4	2
297b	„	„	„	„	2	3	7	6
297c	„	„	„	„	5	0	4	2
297d	„	„	„	„	5	2	3	4
258	2	3	Amylacetat	„	0	0	2	1
265a	„	„	„	„	1	1	1	0
265b	„	„	„	„	0	0	0	1
265c	„	„	„	„	1	2	1	0
270	„	„	Fenchelöl s.	„	0	0	3	0
276a	„	„	Methylheptenon	„	0	0	0	1
276b	„	„	„	„	4	3	0	11
276c	„	„	„	„	3	8	7	3
276d	„	„	„	„	1	0	1	2
276e	„	„	„	„	6	5	7	7
276f	„	„	„	„	3	1	6	2
276g	„	„	„	„	0	4	3	1
276h	„	„	„	„	9	3	4	7

262b	„	„	Fenchelöl s. [2]	„	2	2	1	0
262c	„	„	„	„	5	4	3	4
262d	„	„	„	„	3	5	3	6
263a	„	„	Amylacetat	„	1	0	1	1
263b	„	„	„	„	0	0	1	0
231	3	1	Citronellöl	„	1	0	0	2
234a	„	„	„	„	0	0	0	0
234b	„	„	„	„	1	1	1	0
282	„	„	Methylheptenon	„	7	1	2	7
215	1	3	Citronellöl	Sternanisöl	3	0	0	1
216	„	„	„	„	0	1	0	2
281	„	„	Methylheptenon	Pfefferminzöl	0	1	2	1
298a	0	3	„	„	3	8	11	3
298b	„	„	„	„	7	11	7	3
193	2	1	Pfefferminzöl	Majoranöl cult.	0	0	0	1
226a	„	„	„	„	0	0	1	3
226b	„	„	„	„	0	5	1	1
226c	„	„	„	„	0	2	0	2
227	„	„	„	„	0	3	2	0
218	1	1	Citronellöl	Sternanisöl	2	0	0	0
274a	„	„	Methylheptenon	Pfefferminzöl	8	5	11	3
274b	„	„	„	„	5	4	3	2
230a	2	0	Citronellöl	„	0	0	6	0
230b	„	„	„	„	0	0	1	2
224	0	2	Pfefferminzöl	Majoranöl cult.	1	2	1	0
219a	1	0	Citronellöl	Sternanisöl	2	1	0	0
219b	„	„	„	„	2	0	1	0
				Summa	125	117	163	122

1) Auch diese chemisch reinen Riechstoffe habe ich schon früher zu Dressurzwecken benützt und ihre Konstitutionsformeln [17] p. 179 angegeben.

2) Beim ersten Versuch (Prot. No. 262a) war diese Biene auf Amylacetat dressiert gewesen. Sie kehrte am folgenden Tage wieder als ich damit beschäftigt war, andere Bienen auf Fenchelduft zu dressieren und besuchte nun das auf der Fenchelplatte aufgestellte Futterschälchen ebenso eifrig wie die normalen Tiere, ohne aber den neuen Dressurduft zu „erlernen“. Vgl. hingegen die Bienen mit 4 Geißelgliedern, S. 490.

Tabelle 6.

Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach partieller Amputation beider Fühlergeißeln.

Protokoll No.	Zahl der erhaltenen Geißelglieder links	rechts	Dressurduft	Gegenduft	Frequenz der Platten: Dressurduft	Gegenduft	Gegenduft	*Gegenduft
257a	3	3	Amylacetat [1])	Pfefferminzöl	1	1	1	2
257b	„	„	„	„	0	0	1	2
259	„	„	„	„	4	4	5	1
261a	„	„	„	„	0	0	0	0
261b	„	„	„	„	0	1	1	1
261c	„	„	„	„	0	0	1	0
279a	„	„	Methylheptenon [1])	„	5	1	5	3
279b	„	„	„	„	3	4	1	1
280	„	„	„	„	3	1	1	1
292	„	„	„	„	1	2	3	1
293a	„	„	„	„	4	4	9	1
293b	„	„	„	„	2	1	5	4
293c	„	„	„	„	9	8	10	9
214	„	2	Citronellöl	Sternanisöl	0	1	0	0
297a	„	„	Methylheptenon	Pfefferminzöl	0	0	4	2
297b	„	„	„	„	2	3	7	6
297c	„	„	„	„	5	0	4	2
297d	„	„	„	„	5	2	3	4
258	2	3	Amylacetat	„	0	0	2	1
265a	„	„	„	„	1	1	1	0
265b	„	„	„	„	0	0	0	1
265c	„	„	„	„	1	2	1	0
270	„	„	Fenchelöl s.	„	0	0	3	0
276a	„	„	Methylheptenon	„	0	0	0	1
276b	„	„	„	„	4	3	0	11
276c	„	„	„	„	3	8	7	3
276d	„	„	„	„	1	0	1	2
276e	„	„	„	„	6	5	7	7
276f	„	„	„	„	3	1	6	2
276g	„	„	„	„	0	4	3	1
276h	„	„	„	„	9	3	4	7
277b	„	„	Citronellöl	„	0	0	0	0
262a	2	2	Amylacetat	Pfefferminzöl	0	1	6	0
262b	„	„	Fenchelöl s. [2])	„	2	2	1	0
262c	„	„	„	„	5	4	3	4
262d	„	„	„	„	3	5	3	6
263a	„	„	Amylacetat	„	1	0	1	1
263b	„	„	„	„	0	0	1	0
231	3	1	Citronellöl	„	1	0	0	2
234a	„	„	„	„	0	0	0	0
234b	„	„	„	„	1	1	1	0
282	„	„	Methylheptenon	„	7	1	2	7
215	1	3	Citronellöl	Sternanisöl	3	0	0	1
216	„	„	„	„	0	1	0	2
281	„	„	Methylheptenon	Pfefferminzöl	0	1	2	1
298a	0	3	„	„	3	8	11	3
298b	„	„	„	„	7	11	7	3
193	2	1	Pfefferminzöl	Majoranöl cult.	0	0	0	1
226a	„	„	„	„	0	0	1	3
226b	„	„	„	„	0	5	1	1
226c	„	„	„	„	0	2	0	2
227	„	„	„	„	0	3	2	0
218	1	1	Citronellöl	Sternanisöl	2	0	0	0
274a	„	„	Methylheptenon	Pfefferminzöl	8	5	11	3
274b	„	„	„	„	5	4	3	2
230a	2	0	Citronellöl	„	0	0	6	0
230b	„	„	„	„	0	0	1	2
224	0	2	Pfefferminzöl	Majoranöl cult.	1	2	1	0
219a	1	0	Citronellöl	Sternanisöl	2	1	0	0
219b	„	„	„	„	2	0	1	0
				Summa	125	117	163	122

1) Auch diese chemisch reinen Riechstoffe habe ich schon früher zu Dressurzwecken benützt und ihre Konstitutionsformeln [17] p. 179 angegeben.

2) Beim ersten Versuch (Prot. No. 262a) war diese Biene auf Amylacetat dressiert gewesen. Sie kehrte am folgenden Tage wieder als ich damit beschäftigt war, andere Bienen auf Fenchelduft zu dressieren und besuchte nun das auf der Fenchelplatte aufgestellte Futterschälchen ebenso eifrig wie die normalen Tiere, ohne aber den neuen Dressurduft zu „erlernen". Vgl. hingegen die Bienen mit 4 Geißelgliedern, S. 490.

mente, bei welchen es auf das Verhalten von Bienen mit 3 bzw. 4 Geißelgliedern ankam, konnte ich mehrmals an Tieren, die nach der Operation noch weiterhin in regelmäßigen Flügen am Futterplatz verkehrten, serienweise wiederholen. Einige solche Bienen, deren Reaktionen in einer Reihe von Versuchen geprüft waren, habe ich konserviert und kann die Beschaffenheit ihrer Fühlerreste jederzeit demonstrieren.

Schneidet man beide Fühlergeißeln in ihrer Mitte ab, so daß jederseits 5—6 Geißelglieder erhalten bleiben, so bevorzugen die Bienen nach dieser Operation den Dressurduft noch ebenso entschieden, wie nach totaler Amputation eines Fühlers. Sieben so operierte Tiere haben in 11 Versuchen die Gegenduftplatte, welche am Orte der letzten Fütterung lag, 3 mal, die beiden anderen Gegenduftplatten 0 mal, die Dressurduftplatte 36 mal beflogen. Dönhoff's [9, 10] Angabe, daß die Bienen durch das Abschneiden der äußersten Fühlerspitzen die Riechfähigkeit verlieren, trifft also nicht zu.

Schneidet man beide Fühler so ab, daß jederseits nur die ersten 3 Geißelglieder, diese aber unversehrt, erhalten bleiben, so sind die Bienen nach dieser Operation ebenso unfähig, den Dressurduft von anderen Düften zu unterscheiden, wie nach totaler Amputation beider Fühler. Genau so verhalten sich Bienen, bei welchen nur 2 oder nur 1 Geißelglied erhalten blieb. Ich habe die Resultate der einschlägigen 61 Experimente in Tabelle 6 eingetragen. Mehrmals konnten diese Tiere nach der Operation noch durch Stunden und Tage beobachtet werden, während sie in völlig normaler Weise das Futter eintrugen. Ihr Benehmen beim Aufsuchen des Zuckerwassers war aber dasselbe, wie ich es auf S. 479 von Bienen geschildert habe, denen ich beide Fühler an der Wurzel abgeschnitten hatte. Sie orientierten sich nicht mehr nach dem Dufte. Oft wurden sie nach häufiger Wiederkehr neuerlich zu Versuchen herangezogen (solche Experimente tragen in der Tabelle die gleiche Protokollnummer wie der erste, unmittelbar nach der Operation durchgeführte Versuch und sind durch Beisetzen von Buchstaben unterschieden), und stets erwiesen sie sich außerstande, den Dressurduft vom Gegenduft zu unterscheiden, nach Stunden und Tagen genau so wie gleich nach der Operation. Hierbei kamen Düfte zur Anwendung, die sehr intensiv sind und deren Unterscheidung die Bienen besonders rasch und sicher erlernten.

Tabelle 7.

Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach partieller Amputation beider Fühlergeißeln.

Protokoll No.	Zahl der erhaltenen Geißelglieder links	rechts	Dressurduft	Gegenduft	Frequenz der Platten: Dressurduft	Gegenduft	Gegenduft	*Gegenduft
194	4	4	Citronellöl	Majoranöl w.	4	0	1	0
195a	„	„	„	„	2	0	0	1
195b	„	„	„	„	3	0	0	0
195c	„	„	„	„	7	0	0	0
206	„	„	„	Sternanisöl	1	0	0	0
260a	„	„	Amylacetat	Pfefferminzöl	3	0	2	1
260b	„	„	„	„	7	1	0	0
290a	„	„	Methylheptenon	„	1	0	0	0
290b	„	„	„	„	13	1	1	0
291a	„	„	„	„	4	0	0	2
291b	„	„	„	„	13	2	0	1
291c	„	„	„	„	11	1	0	0
291d	„	„	„	„	14	0	1	0
				Summa	83	5	5	5

Tabelle 8.

Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach partieller Amputation beider Fühlergeißeln.

Protnkoll No.	Zahl der erhaltenen Geißelglieder links	rechts	Dressurduft	Gegenduft	Frequenz der Platten Dressurduft	Gegenduft	Gegenduft	*Gegenduft
271	4	3½	Fenchelöl s.	Pfefferminzöl	6	0	1	0
288a	3½	4	Methylheptenon	„	0	0	0	0
288b	„	„	„	„	13	0	1	0
286a	3	„	„	„	0	1	0	0
286b	„	„	„	„	8	2	1	4
286c	„	„	„	„	22	0	2	4
286d	„	„	„	„	11	0	2	1
286e	„	„	„	„	13	2	0	7
286f	„	„	„	„	9	0	0	0
286g	„	„	„	„	3	0	0	0
225a	4	2	Pfefferminzöl	Majoranöl c.	0	0	0	0
225b	„	„	Citronellöl [1]	Pfefferminzöl	6	0	1	1
225c	„	„	„	„	8	0	2	1
170	„	0	Geraniumöl R.	Kirschlorbeeröl	3	1	0	0
190 [2]	„	„	Citronellöl	Majoranöl c.	4	0	0	0
235	0	4	„	Pfefferminzöl	0	0	0	0
287a	„	„	Methylheptenon	„	5	0	1	1
287b	„	„	„	„	16	0	3	0
				Summa	127	6	14	19

1) Die Biene war vor der Operation auf Pfefferminzöl dressiert und wurde bei ihrer Wiederkehr am Tage nach der Operation mit Erfolg auf Citronellöl umdressiert.

2) Dieser Versuch wurde erst 2 Stunden nach der Operation gemacht.

Wo als Frequenz der Duftplatten 4 Nullen verzeichnet sind, hat die Biene die Platten umschwärmt und „berochen", ohne sich zu setzen. Versuche, bei welchen das Tier abflog ohne sich den Platten zugewandt zu haben, sind nicht in die Tabelle aufgenommen.

Schneidet man aber die Fühler so ab, daß jederseits genau 4 Geißelglieder erhalten bleiben, oder so, daß auf einer Seite genau 4, auf der anderen Seite nur 3 oder weniger Geißelglieder intakt sind, so erkennt die Biene den Dressurduft noch mit einer Deutlichkeit, die nichts zu wünschen übrig läßt; ja sie kann noch erfolgreich auf einen neuen Duft umlernen.

Unmittelbar nach der Operation macht sich freilich meist eine gewisse Unsicherheit bemerkbar: der Dressurduft wird von den Bienen mit jederseits 4 Geißelgliedern durchschnittlich nur doppelt so oft beflogen wie der Gegenduft, sie „irren sich" also verhältnismäßig häufig. Dies kann nicht wundernehmen; haben sie doch plötzlich nur mehr einen kleinen Bruchteil der Sinnesorgane ihrer Fühler! Aber wenn sie nun, wie es sehr oft geschieht, ihre Sammeltätigkeit fortsetzen und bei dieser Gelegenheit später neuerdings geprüft werden, so zeigt sich, daß sie gelernt haben, mit dem spärlichen Rest ihres Riechvermögens auszukommen und die Düfte so sicher unterscheiden wie etwa die einfühlerigen Bienen. Tiere, die ihr 4. Geißelglied nur mehr auf der einen Seite besitzen, scheinen etwas unsicherer, bevorzugen aber doch noch den Dressurduft in unzweideutiger Weise. Freilich nur, wenn die Riechstoffe auf den Platten vor jedem Versuche erneuert werden. Unterläßt man dies, so daß die Platten nicht sehr intensiv duften, so macht die Biene weit mehr Fehler (vgl. Tabelle 8, Protokoll No. 286 e [schwacher Duft] mit Protokoll No. 286 f, g [Duft intensiv]).

Es fiel mir auf, das derart operierte Bienen, zum Unterschied von normalen Tieren, beim „Beriechen" der Platten so knapp über ihnen schweben, daß sie dieselben fast berühren. Auch darin äußert sich ihr geschwächtes Riechvermögen.

Ich machte 13 Versuche an Bienen, bei welchen beiderseits 4 Geißelglieder erhalten waren; die Resultate sind in Tabelle 7 zusammengestellt; und 18 Versuche an Bienen, bei welchen einerseits 4, auf der anderen Seite weniger Geißelglieder intakt waren. Die Resultate findet man in Tabelle 8.

Einmal habe ich eine Biene, die auf Pfefferminzöl dressiert und dann so operiert worden war, daß an ihrem rechten Fühler 2,

am linken 4 Geißelglieder erhalten blieben, bei ihrer Wiederkehr am folgenden Tage auf einen neuen Duft (Citronellöl) dressiert. Nachdem sie 10—12mal zum Futterschälchen gekommen war, hatte ich in 2 Versuchen für den neuen Dressurduft 14 Besuche, für die 3 mit Pfefferminzöl (ihrem früheren Dressurduft) beschickten Gegenduftplatten insgesamt 5 Besuche zu verzeichnen. Dreimal habe ich eine Biene, die auf einen Duft dressiert und dann so operiert worden war, daß von einem Fühler 0—3, vom anderen 5 Geißelglieder erhalten blieben, bei ihrer Wiederkehr am folgenden Tage auf einen anderen Duft umdressiert (von Geraniumöl R. auf Citronellöl, von Bitterfenchelöl auf Citronellöl, von Geraniumöl R. auf Bitterfenchelöl). Diese Tiere haben sich in 5 Versuchen auf die Platte mit dem neuen Dessurduft 52mal, auf die 3 Gegenduftplatten insgesamt 5mal gesetzt.

Zweimal habe ich einer operierten Biene, bei welcher jederseits genau 4 Geißelglieder erhalten waren und die den Dressurduft noch deutlich vom Gegenduft zu unterscheiden vermochte, jederseits auch noch das 4. Geißelglied abgeschnitten. Die Tiere verkehrten auch weiterhin am Dressurplatze, aber waren und blieben nun unfähig, den Dressurduft zu erkennen. Zweimal habe ich einer operierten Biene, bei welcher einerseits genau 4, andrerseits 0 bzw. 3 Geißelglieder erhalten waren und die ebenfalls den Dressurduft noch deutlich bevorzugten, die 4gliedrige Fühlergeißel genau um ein weiteres Glied gekürzt. Sie besuchten den Futterplatz auch fernerhin, aber sie ließen von diesem Augenblicke an keine Spur eines Riechvermögens mehr erkennen

Die folgenden Protokolle mögen dies illustrieren: Einige Bienen wurden in der gewohnten Weise auf Methylheptenon dressiert. Gegenduft war Pfefferminzöl. Die Biene No. 8, auf welche es hier ankommt, war bis 11^{45h} achtmal zum Futterschälchen gekommen. Um 11^{45h} überzeugte ich mich, daß die Dressur gelungen war. No. 8 setzte sich binnen 5 Minuten 10mal auf die frische, mit einem leeren Uhrschälchen versehene, an einem vom Orte der letzten Fütterung abweichenden Platze aufgelegte Dressurduftplatte, die Gegenduftplatten fanden keine Beachtung. Nachdem die Dressur noch 1 Stunde lang fortgesetzt worden war, fing ich No. 8 und schnitt ihr den linken Fühler an der Schaft-Geißelgrenze, den rechten Fühler an der Wurzel des 5. Geißelgliedes ab, so daß genau 4 Geißelglieder erhalten blieben. Nachdem die Versuchsanordnung hergestellt und das Tier frei gelassen war, setzte es sich binnen 5 Minuten 5mal auf die Dressurduftplatte, 2mal auf Gegenduftplatten. Sie flog dann ab, kehrte am nächsten Morgen wieder und begann wie ein normales Tier Futter einzutragen. Nach mehreren Flügen wurde noch-

mals ihr Verhalten gegenüber reinen, futterlosen Duftplatten geprüft. Sie setzte sich 19 mal, und zwar 16 mal auf die Dressurduftplatte, 3 mal auf eine der 3 Gegenduftplatten. Nachdem sie noch ein Weilchen gesammelt hatte, fing ich sie und kürzte ihr die rechte Fühlergeißel um genau ein weiteres Glied. Das Futterschälchen blieb an seinem Platze. Es wurde von der freigelassenen Biene bald gefunden. Sie ließ sich durch den kleinen Eingriff nicht stören und setzte ihre Sammeltätigkeit fort, aber es fiel sogleich auf, daß sie von diesem Augenblicke an das Futterschälchen nicht mehr unter der Leitung des Geruchsinnes auffand, sondern die Platten wahllos beflog und die Glasschälchen mit ihrem Rüssel prüfte, bis sie zufällig an das gefüllte Schälchen gelangte. 20 Minuten später — sie war inzwischen 3—4 mal wiedergekehrt — wurde ihr Verhalten gegenüber reinen, futterlosen Platten geprüft. Sie setzte sich während 5 Minuten 3 mal auf die Dressurduftplatte, 3 mal auf eine, 8 mal auf die zweite, 11 mal auf die dritte Gegenduftplatte. Während der folgenden halben Stunde verkehrte sie fortgesetzt in völlig regelmäßigen Flügen zwischen Futterplatz und Heimatstock. Als sie dann nochmals geprüft wurde, setzte sie sich binnen 5 Minuten 7 mal auf die Dressurduftplatte, 3 mal auf eine, 7 mal auf die zweite, 11 mal auf die dritte Gegenduftplatte. Ebenso fiel ein Parallelversuch an einer zweiten Biene aus, bei welcher sich die Experimente über einen größeren Zeitraum erstreckten und noch häufiger wiederholt wurden. Das Tier wurde, nachdem ihm die 4 gliedrige Geißel um ein weiteres Glied gestutzt war, noch fast einen ganzen Tag beobachtet.

Einer anderen Biene stutzte ich, nachdem ich mich überzeugt hatte, daß sie auf Methylheptenon gut dressiert war, beide Fühlergeißeln so, daß jederseits 4 Geißelglieder erhalten blieben. Nachdem die Versuchsanordnung hergestellt war, wurde sie in Freiheit gesetzt und beflog binnen 5 Minuten 4 mal den Dressurduft, 2 mal die Gegenduftplatte, welche am Orte der letzten Fütterung lag. Als das Zuckerwasser wieder aufgestellt wurde, setzte sie ihre Sammeltätigkeit fort. Nach $^3/_4$ Stunden wurde ihr Verhalten neuerdings geprüft. Sie setzte sich binnen 5 Minuten 13 mal auf die Dressurduftplatte und suchte daselbst das leere Schälchen mit größter Ausdauer ab, 3 mal beflog sie ganz flüchtig verschiedene Gegenduftplatten. Bei 2 weiteren Versuchen, die 1 Stunde, beziehungsweise $1^1/_2$ Stunden nach der Operation vorgenommen wurden, setzte sie sich insgesamt 25 mal auf die Dressurduftplatte, 2 mal auf eine der 3 Gegenduftplatten. Sie kehrte auch am folgenden Tage wieder. Nun schnitt ich ihr jederseits auch noch das 4. Geißelglied weg. Sie ließ sich dadurch in ihrer Sammeltätigkeit nicht stören, suchte aber von jetzt ab das Zuckerwasser in der Weise auf, daß sie planlos eine Platte um die andere beflog und das Schälchen mit dem Rüssel untersuchte. Während der folgenden Stunde wurde in 3 Versuchen ihr Verhalten gegenüber reinen, futterlosen Duftplatten geprüft. Sie setzte sich insgesamt 7 mal auf die Dressurduftplatte, 3 mal auf

eine, 15mal auf die zweite und 10mal auf die dritte Gegenduftplatte. Ebenso fiel ein Parallelversuch mit einer anderen Biene aus.

Wir stehen also vor der Tatsache, daß eine Biene, welcher 15 Fühlerglieder abgeschnitten werden, so daß auf einer Seite 3, auf der anderen Seite 4 Glieder der Fühlergeißel erhalten bleiben, noch in unzweideutiger Weise Düfte zu unterscheiden vermag und noch auf neue Gerüche dressiert werden kann; daß hingegen eine Biene, welcher 16 Fühlerglieder abgeschnitten werden, so daß auf jeder Seite 3 Glieder der Fühlergeißel erhalten sind, den alten Dressurduft nicht mehr erkennt und auch auf keinen neuen Duft dressiert werden kann. Da Sinnesorgane, welche als Organe des Geruches in Betracht kommen, an den drei ersten Geißelgliedern fehlen, am vierten und den folgenden aber vorhanden sind, steht der experimentelle Befund mit den Ergebnissen der mikroskopischen Untersuchung in schönstem Einklang. Hingegen wird niemand glauben, daß das Abschneiden von 16 Fühlergliedern einen schweren Schock verursache, der — wie MCINDOO meint — eine allgemeine Reaktionsunfähigkeit der Tiere zur Folge hat, das Abschneiden von 15 Fühlergliedern aber nicht.[1]) Und so wird durch diese Erfahrungen die Geruchsfunktion der Bienenfühler aufs Neue bestätigt.

Wir dürfen aber noch einen weiteren Schluß ziehen. Manches spricht dafür, daß bei Schmetterlingen, Holzwespen und gewissen Käfern auch die Palpen im Dienste des Geruchsinnes stehen. Bei der Biene könnte es sich ähnlich verhalten. Daß sie nach totaler Amputation beider Fühler den Dressurduft von anderen Düften nicht mehr unterschieden haben, ist kein strenger Gegenbeweis. Denn der Geruchsinn könnte durch den Verlust eines großen

1) Das 4. Geißelglied, auf das es hierbei ankommt, ist ebenso gebaut wie die folgenden und nicht etwa durch einen besonderen Reichtum an Nervenendigungen vor ihnen ausgezeichnet. Auch muß bemerkt werden, daß es bei Erhaltung einer 4gliedrigen Fühlergeißel völlig gleichgültig ist, ob man die andere Fühlergeißel etwa im 3. Geißelglied oder im Schaft abschneidet, obwohl im letzteren Falle auch das JOHNSTON'sche Organ mit entfernt wird, auf dessen Nervenreichtum MCINDOO ([46] p. 343) in diesem Zusammenhange besonders hinweist.

Teiles seiner Organe so geschwächt sein, daß die übrig bleibenden Organe nicht mehr ausreichen, um normale Reaktionen zu vermitteln.

Nach den oben besprochenen Resultaten wird man sich zu einer solchen Annahme kaum entschließen können. Wir haben gesehen, daß Bienen, welche jederseits noch genau 4 Geißelglieder, somit im ganzen zwei mit Geruchsorganen ausgestattete Fühlerglieder besitzen, die Düfte noch mit großer Sicherheit unterscheiden; auch wenn sie nur mehr ein mit Geruchsorganen besetztes Fühlerglied haben, bevorzugen sie den Dressurduft noch mit größter Deutlichkeit. Nimmt man ihnen nun mit diesem Fühlerglied die letzten Geruchsorgane, die an den Fühlern verblieben waren, so finden wir nicht mehr das leiseste Anzeichen für einen Rest des Riechvermögens.

Wenn daher an anderen Körperteilen der Biene Geruchsorgane vorkommen, so können sie daselbst nur in so geringer Zahl auftreten, daß ihre Bedeutung von den Geruchsorganen eines einzigen Fühlergliedes vollständig in den Schatten gestellt wird; dies wäre denkbar; die näher liegende Folgerung aber ist, daß die Geruchsorgane der Biene ausschließlich an ihren Fühlern vorkommen.

4. Über die Sinnesorgane der Fühler und die Geruchsfunktion der „Porenplatten".

In der Einleitung hatte ich von dem heftigen, Jahrhunderte währenden Streit zu berichten, der sich an die Frage gesponnen, an welchem Körperteil der Insecten die Geruchsorgane zu suchen seien. Unter dem Eindrucke von Forel's Experimenten hatte sich allmählich die Mehrzahl der Forscher auf die Antennen als Sitz des Geruchsinnes geeinigt. Aber die Einigkeit ist nur scheinbar. Wer die neueren Arbeiten verfolgt, wird bemerken, daß auch bei jenen Autoren, welche Forel beistimmen, der Streit in veränderter und verschleierter Form weiter geht. Nicht mehr der Körperteil, sondern das Sinnesorgan ist nun der Zankapfel. Die Fühler der Insecten, und insbesondere die der Hymenopteren sind reich an verschiedenartigen Sinnesorganen. Ein und dieselben Organe wurden von manchem Untersucher dem Geruchsinn, von einem anderen dem Drucksinn, von einem dritten dem Gehörsinn, von einem vierten dem, Temperatursinn zugeteilt; und dementsprechend werden bald diese

bald jene Organe für den Geruchsinn in Anspruch genommen. Die spärlichen Versuche, die vorgebrachte Ansicht stichhaltig zu begründen, stehen in einem traurigen Mißverhältnis zu der Summe der geäußerten Meinungen.

Die erste genauere Beschreibung der Sinnesorgane an den Fühlern der sozialen Hymenopteren verdanken wir FOREL ([13] 1874). Die besonderen Schwierigkeiten, welche die Antennen der Bienen der Untersuchung bereiten, haben ihn und viele andere veranlaßt, die Wespen und Ameisen zu bevorzugen. So ist bis jetzt SCHENK ([62] 1903) der Einzige, welcher alle für den Geruch in Betracht kommenden Organe des Bienenfühlers abgebildet und beschrieben hat. Da ich glaube, seine Darstellung in einigen Punkten ergänzen zu können, gebe ich im Folgenden neue Abbildungen.

Einige Bemerkungen über die Technik der mikroskopischen Untersuchung seien hier eingefügt. Die klarsten Schnittbilder erhielt ich von Bienenpuppen, die etwa 5 Tage vor dem Ausschlüpfen den Zellen entnommen waren. Die Augen sind bei ihnen schon schwarz pigmentiert, die Fühler beginnen sich zu bräunen. Die Sinnesorgane sind schon voll entwickelt, das Chitin läßt sich noch verhältnismäßig leicht schneiden, die Porenkanäle und ihr Inhalt lassen sich besser studieren als bei den Imagines, bei welchen das tiefschwarze Chitin schon in dünnster Schicht das Bild trübt. Zum Vergleiche wurden aber auch Schnitte durch die Antennen von geschlüpften Arbeitsbienen herangezogen. Als Fixierungsflüssigkeiten haben sich absoluter und 96 % Alkohol, PETRUNKEWITSCH's Gemisch [1]), ferner die von HENNINGS [2]) und — wohl am besten — die von FREILING [3]) angegebene Mischung bewährt. Es empfiehlt sich die Antennen vor der Fixierung in zwei Stücke zu zerschneiden, damit die Flüssigkeit besser eindringen kann. Die Beobachtung LEHR's, daß längeres Verweilen in hochprozentigem Alkohol das Chitin spröde macht, scheint mir zutreffend. Auch wenn man dies beachtet, gibt die Sprödigkeit des Chitins noch zu schaffen. Doch erhielt ich nach kombinierter Celloidin-Paraffin-Einbettung 5 μ dicke Schnitte ohne große Schwierigkeit. Zarte Färbung mit DELAFIELDS' Hämatoxylin und Nachfärbung mit Eosin gibt schöne und klare Bilder.

---

1) Aqua dest. 300, Alkoh. absol. 200, Eisessig 90, Salpeters. 10, Sublimat bis zur Sättigung (PETRUNKEWITSCH, in: Zool. Jahrb., Vol., 14 Anat.).

2) Salpeters. conc. 16, Chroms. 0,5 % 16, Sublimat (ges. Lösung in 60 % Alkohol) 24, Pikrins. wässr. conc. 12, Alkoh. absol. 42 (HENNINGS [23]). Über die Anwendung vgl. auch LEHR [40] p. 90.

3) Aqua dest. 30, Alkohol 96 % 15, Formol 6, Essigs 1, warm (40°—50° C.) angewendet (FREILING, in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, 1909, p. 213).

Über die Anordnung der Sinnesorgane kann man sich an ungefärbten Totalpräparaten der Fühler leicht orientieren, wenn man das Pigment durch nascierendes Chlor [1]) zerstört hat oder (besser) die Antennen von Puppen verwendet, die sich eben erst auszufärben beginnen.

Daß die 3 ersten Geißelglieder keine Geruchsorgane tragen, wurde bereits erwähnt; sie sind mit nicht innervierten Borsten und Härchen besetzt. Die 8 distalen Glieder der Antenne einer Arbeitsbiene sind dicht besäet mit Sinnesorganen (Fig. E S. 483); doch lassen diese ein Feld an der Außenseite der Geißel, welches etwa $^1/_3$ der Gesamtoberfläche einnimmt, frei.

Man unterscheidet bei diesen Sinnesorganen 5 Typen:

1. Die Tasthaare (*T*, in Fig. 6 auf Taf. 11; Fig. F, S. 499; Fig. G, S. 502) sind spitze, dickwandige Haare. Die von unten herantretenden Nervenfasern (Terminalstrang, *N* Fig. 6) scheinen an der Wurzel des Haares, wo dasselbe in die Pore der Chitincuticula eingelenkt ist, zu endigen.

Wesensgleiche Sinnesorgane kommen in unzähligen Variationen an den Fühlern anderer Insecten vor.

Derartige Tasthaare sind an den Fühlern der Arbeitsbiene [2]) weitaus zahlreicher als die übrigen Sinnesorgane. Sie finden sich gleichmäßig über die Sinnesfelder der 8 distalen Geißelglieder verteilt.

Alle Autoren sind sich darüber einig, daß wir in diesen Gebilden Organe des Tastsinnes vor uns haben. Die Dickwandigkeit der Haare, die Beschaffenheit ihrer Verbindung mit der Fühlerfläche und die Art der Nervenendigung weisen deutlich darauf hin. [3])

2. Die Riechkegel oder Riechkolben (*R*, in Fig. 6; Fig. E, S. 483; Fig. G, S. 502) sind dünnwandige, durchscheinende, stumpfe Kegel, welche relativ großen Poren der Chitincuticula aufsitzen. Die Nervenfasern treten in das Innere des Kegels ein.

Ähnliche Riechkegel wurden auch bei anderen Hymenopteren, Orthopteren, Apterygoten beschrieben.

Die Riechkegel sind am Bienenfühler im Vergleich zu den Tasthaaren äußerst spärlich. Hauser ([21] p. 397) gibt für jede Antenne

1) Kaliumchlorat ($KClO_3$) + Salzsäure in Alkohol.

2) Diese und die folgenden Angaben und Abbildungen beziehen sich nur auf Arbeiterinnen. Bei den Drohnen liegen die Verhältnisse zum Teil anders.

3) Anm. b. d. Korr.: Vgl. Anm. S. 505.

ca. 200 an.[1]) Ich glaube, daß es weniger sind, habe mich aber nicht bemüht, ihre Zahl genau festzustellen; es ist dies am Endglied, wo sie am dichtesten stehen, nicht leicht; sicher sind es etwas mehr als 100 an jeder Antenne. Ihr Vorkommen ist auf die distalen Enden der letzten 8 Geißelglieder beschränkt, wo sie in Querreihen angeordnet sind. Ihre Zahl nimmt gegen das Ende des Fühlers allmählich zu, so daß das 4. Geißelglied am wenigsten, das 11. Geißelglied die meisten Riechkegel trägt. Auf dem 4. Geißelglied, welches für uns von besonderem Interesse ist, fand ich nur 6—8 solche Kegel.

Auch über die Funktion dieser Gebilde des Bienenfühlers sind die Autoren ziemlich einer Meinung. Nur Schiemenz [63] hält sie für Tastorgane. Sonst werden sie allgemein als Geruchsorgane gedeutet. Und wohl mit Recht. Schon ihre Dünnwandigkeit, das Fehlen einer gelenkigen Verbindung mit der Fühleroberfläche und das Eintreten des Nerven in das Innere des Kegels lassen eine solche Funktion vermuten. Dazu kommt, daß diese Riechkegel mit den „Grubenkegeln“ anderer Insecten (in Grübchen versenkte Kegel), bei welchen schon durch ihre Lage eine Tastfunktion ausgeschlossen ist, durch Zwischenformen verbunden und mit ihnen wohl auch physiologisch nahe verwandt sind; und schließlich, daß an den Fühlern mancher Insecten (Blatt- und Holzwespen, Nagel [53]) keine anderen Sinnesorgane vorkommen, die als Geruchsorgane in Frage kämen.

3. Die Champagnerpropforgane (Fig. 7, Taf. 11) sehen aus wie kleine Riechkegel, welche unter die Oberfläche versenkt sind. Ihren Namen verdanken sie der eigenartigen Gestalt des lufterfüllten Hohlraumes der Chitincuticula, in welchen sie hineinragen.

Grubenkegel sind an den Fühlern anderer Insecten weit verbreitet. In der als „Champagnerpfropforgane“ beschriebenen Form scheinen sie aber auf soziale Hymenopteren beschränkt zu sein.[2])

---

1) Bei dieser Berechnung hat Hauser offenbar nicht berücksichtigt, daß die Kegel nur auf den 8 letzten Geißelgliedern vorkommen; denn er hatte „an jedem Fühlergliede nur gegen 20“ Kegel gefunden ([21] p. 394), woraus sich eine Gesamtzahl von ca. 160 Kegeln für jeden Fühler ergeben würde.

2) Ruland [61] gibt an, auch bei *Ammophila* und *Mutilla*, bei Tabaniden und bei Syrphiden „Champagnerpfropforgane“ gefunden zu haben. Wie weit diese Gebilde in ihrem Bau mit den Organen der sozialen Hymenopteren tatsächlich übereinstimmen, läßt sich auf Grund seiner Abbildungen nicht beurteilen.

Sie sind am Bienenfühler schwer zu finden und offenbar in noch weit geringerer Zahl vorhanden als die Riechkegel. vom Rath [59] meint, daß diese Organe „bei Hummeln und Bienen wohl auf das Endglied beschränkt zu sein scheinen“ und auch Kraepelin [37] sagt, sie „scheinen bei Bombus nur am Endgliede aufzutreten“. Ich habe sie am Fühler einer Arbeitsbiene auch im 8. Geißelglied gesehen. Am 4. Geißelgliede habe ich, trotz eifrigen Suchens, niemals ein Champagnerpropforgan entdecken können.

Über ihre Funktion gehen die Ansichten weit auseinander. Die einen stellen ihre Ähnlichkeit mit den Riechkegeln und vor allem mit den Grubenkegeln anderer Insecten in den Vordergrund und halten sie für Geruchsorgane. Diese Annahme scheint mir am meisten für sich zu haben. Andere legen mehr Gewicht auf ihre Verwandtschaft mit den Flaschenorganen, auf welche ich gleich zu sprechen komme, und dann stößt ihre Deutung als Geruchsorgane, wie wir sehen werden, auf erhebliche Schwierigkeiten. Manche wollten in Champagnerpfropf- und Flaschenorganen keine Sinnesorgane erblicken. Da man aber einen Terminalstrang deutlich bis in die Spitze des Kegelchens verfolgen kann, läßt sich diese Meinung nicht aufrecht halten.

4. Die Flaschenorgane (Fig. 8 auf Taf. 11, Fig. E, S. 483) der Biene sehen aus wie nach unten verlängerte Champagnerpfropforgane. Sie lassen sich auffassen als lange Chitinhaare, welche unter die Oberfläche zurückgezogen und hierbei zur Hälfte handschuhfingerartig umgestülpt worden sind. Die Fig. 8 zeigt das Aussehen der Organe an den Fühlern von Puppen, die kurz vor dem Ausschlüpfen stehen. Die kappenartige Hülle, mit welcher die Spitze des Haares überzogen scheint, habe ich an den Flaschenorganen der Imagines nicht wahrnehmen können.

Flaschenorgane wurden bisher nur von Hymenopterenfühlern beschrieben.

Sie stehen am distalen Ende des 4. Geißelgliedes der Arbeiterin in 2 Gruppen zu je 6 Einzelorganen.[1]) In Fig. E (S. 483) sind nur die Mündungen einer Flaschengruppe zu sehen, die andere Gruppe liegt gegenüber, an der Streckseite des Fühlers und etwas außen, so daß sie von der medialen Seite nicht sichtbar ist. Die gleiche Anordnung wiederholt sich an den weiteren Fühlergliedern.

1) Kleine individuelle Schwankungen in der Zahl der Einzelorgane mögen vorkommen.

Um zu verstehen, warum man die physiologische Bedeutung der Flaschenorgane in ganz verschiedenen Richtungen gesucht hat, müssen wir einen Blick auf ihre Ausbildung bei anderen Hymenopteren werfen. Fig. 9 auf Taf. 11 zeigt 2 Flaschen von den Fühlern einer Ameise. Die Chitinhaare sind hier weit unter die Oberfläche zurückgezogen und ein langer, äußerst feiner, lufterfüllter Kanal stellt die Verbindung mit der Außenwelt her. Die Flaschenorgane der Hummeln mit kürzeren Hälsen vermitteln als Bindeglied zwischen den scheinbar so verschiedenen Bildungen bei Ameisen und bei Bienen.[1]) Und da nun die Flaschenorgane der Biene ihren Champagnerpfropforganen, diese wiederum den Grubenkegeln anderer Insecten und die Grubenkegel den Riechkegeln nahe stehen, sind die extremen Flaschenorgane der Ameisen mit den Riechkegeln durch Übergänge verbunden. Weil sich in dieser Reihe vom Standpunkte des Morphologen aus nirgends eine scharfe Grenze ziehen läßt, haben sich manche Forscher (Ruland [61], v. Buttel-Reepen [4] u. A.) veranlaßt gesehen, eine übereinstimmende Funktion anzunehmen und die Flaschen für Geruchsorgane zu erklären. Andere haben mit Recht darauf hingewiesen, daß ein so außerordentlich langer und feiner Kanal aus starrem Chitin, wie er den Flaschenorganen der Ameisen eigen ist, einem lebhaften Gasaustausch und damit der Zufuhr von Riechstoffen nicht dienen kann. So sieht Forel in den Flaschen Organe eines unbekannten Sinnes, Leydig [42] möchte sie für Chordotonalorgane halten und Schenk [62] bezeichnet sie direkt als Gehörorgane. Wie dem auch sei — daran ist kaum zu zweifeln, daß die Flaschenorgane der Ameisen, Hummeln und Bienen homologe Bildungen sind und da sie bei den Ameisen für den Geruchsinn nicht tauglich scheinen, werden sie auch bei den Bienen schwerlich in seinen Diensten stehen.

5. Die Porenplatten[2]) (Fig. 10 auf Taf. 11, *P* in Fig. F und Fig. E, S. 483) der Biene sind runde, nach vorne etwas erweiterte Poren in der

1) Forel ([14] 1884) hat die Flaschenorgane der Biene als ungewöhnlich lange „Champagnerpropforgane“ beschrieben, die wahren Champagnerpropforgane der Biene sind seiner Aufmerksamkeit entgangen.

2) Ich habe die alten, meist gebrauchten Bezeichnungen für die Sinnesorgane der Insectenfühler beibehalten. Schenk [62] wollte eine neue, einheitliche Nomenklatur einführen, weil manche Autoren die gleichen Sinnesorgane mit verschiedenen Namen belegt hatten. Er nennt die Tasthaare Sensilla trichodea, die Riechkegel Sensilla basiconica, die Champagnerpropforgane und Grubenkegel Sensilla coeloconica,

Chitincuticula, die nach außen durch eine Platte (*V*, Fig. 10, Taf. 11) abschließen; die Platte ist durch eine äußerst zarte, ringförmige Membran (*R*) mit der Umgebung verbunden. Beim Schneiden springt sie leicht heraus und läßt dann den zarten Chitinring besonders deutlich erkennen (Fig. 11 auf Taf. 11).

Bei guter Fixierung erkennt man, daß die Verschlußplatte unten mit einer großen Zelle, die der „membranbildenden Zelle" Hauser's [21] entspricht, in Verbindung steht, und daß die Nervenfasern (*N* in Fig. 10) an der der Fühlerwurzel zugewendeten Seite an die dünnwandige Verbindungsmembran herantreten. Ob sie sich von hier aus entlang der ringförmigen Membran auch nach den Seiten und nach vorn erstrecken, konnte ich nicht feststellen. — Diese Darstellung weicht von der üblichen Auffassung ab. Es wird nämlich allgemein angenommen, daß der Nervenstrang mit der relativ dicken Verschlußplatte, und nicht mit dem dünnen Chitinring in Verbindung tritt. Für die funktionelle Deutung der Organe ist ein solcher Unterschied von Wichtigkeit. Die Abbildungen, welche dies illustrieren sollen, beziehen sich meist auf die Porenplatten von Wespen. Ich kann nicht glauben, daß die Verhältnisse bei diesen wesentlich anders liegen als bei den Bienen. Eine erneute Untersuchung wäre jedenfalls erwünscht.[1]) Die bisher gegebenen Abbildungen von den Porenplatten der Bienen lassen

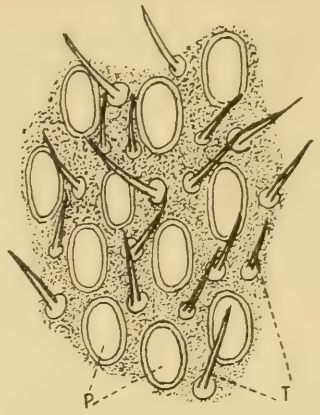


Fig. F. Flächenansicht eines Bienenfühlers von der medialen Seite. 500 : 1. *P* Porenplatte. *T* Tasthaare.

---

die Flaschenorgane Sensilla ampullacea, die Porenplatten Sensilla placodea. Nach seinen eigenen Angaben sind die Sensilla basiconica mancher Schmetterlinge dickwandige, beweglich eingelenkte Tastkegel, während die Sens. basiconica der Hymenopteren dünnwandige, starre Riechkegel sind. Es tragen also morphologisch und physiologisch ungleichartige Bildungen denselben Namen. Anderseits entsprechen nach seiner Angabe die Sens. basiconica der Hymenopteren vollständig den Sens. coeloconica der Schmetterlinge, von welchen sie sich nur durch ihre flächenständige Lage unterscheiden; gleichartige Bildungen fallen demnach unter verschiedene Bezeichnungen. Darum scheint mir seine Nomenklatur nicht sehr glücklich.

1) Anm. bei d. Korr.: Soeben ist eine Mitteilung von R. Vogel [67] erschienen, welche sehr klare Bilder von den Porenplatten der Wespen

eine ungenügende Fixierung vermuten. Auch bei Schenk's Figuren [62] liegt unter der Verschlußplatte ein Schrumpfraum; der Terminalstrang hat die gleiche Lage wie in meiner Abbildung, die „membranbildende Zelle" hat sich nach vorn und unten zurückgezogen; Schenk meint, daß die Lage des Nervenstranges durch Schrumpfung verändert sei. Darin hat er sich getäuscht. Da er annimmt, daß die membranbildende Zelle nur auf einem frühen Entwicklungsstadium mit der Verschlußplatte in Verbindung stehe und später durch den Nervenstrang verdrängt werde, sei ausdrücklich betont, daß die Fig. 10 die Verhältnisse bei Imagines darstellt.

Die Porenplatten sind für die Antennen der Hymenopteren charakteristisch. Sonst scheinen sie nur bei manchen Käfern vorzukommen.

Die Porenplatten sind nach den Tasthaaren die zahlreichsten Sinnesorgane des Bienenfühlers. Vogel (67) gibt 6000 für jede Antenne der Arbeiterin, 30000 für jede Antenne der Drohne an. Sie sind über das ganze Sinnesfeld vom vierten bis zum letzten Geißelglied verbreitet (Fig. E, S. 483).

Bei keinem anderen Sinnesorgan des Insectenfühlers stehen die Ansichten über die physiologische Bedeutung einander so schroff gegenüber, wie bei den Porenplatten. Meinungsdifferenzen hatten wir ja schon genügend zu besprechen, aber nirgends werden entgegengesetzte Deutungen mit solcher Bestimmtheit vertreten wie hier. Nach Forel ([15], p. 107) und anderen handelt es sich um Geruchsorgane, nach Ruland [61], v. Buttel-Reepen ([4], p. 199) und anderen um Gehörorgane, nach Schenk [62] um Organe des Drucksinnes; Demoll ([8], p. 30, 31) hält die Annahme einer Geruchsfunktion der Porenplatten für ungenügend begründet und spricht sie als Organe des thermischen Sinnes an ([8], p. 25, 26).

Das Hauptargument, welches gegen eine Geruchsfunktion der

---

bringt. Demnach war die bisher gegebene Darstellung tatsächlich unzutreffend, und der Terminalstrang verläuft bei der Wespe ähnlich wie bei der Biene. Allerdings würde auch nach der Vogel'schen Abbildung (Längsschnitt durch die Porenplatte von *Vespa* [67, p. 25]) der Terminalstrang an der dicken Verschlußplatte, nahe dem Verbindungsring, ansetzen. Das Querschnittsbild zeigt aber — was der Längsschnitt nicht vermuten läßt — daß diese Platte von einer medianen Längsfurche durchzogen wird, die nur durch ein äußerst zartes Häutchen nach außen abgeschlossen ist. Auch Schenk gibt ein ähnliches Querschnittsbild. Es ist zu vermuten, daß die Nervenfasern in diese Längsfurche eintreten. Dann sind sie nur durch das zarte Häutchen von der Luft abgegrenzt und die morphologische Voraussetzung für ein Geruchsorgan ist gegeben.

Porenplatten immer wieder vorgebracht wird, ist, daß die Nervenfasern an der dicken Verschlußplatte und nicht, wie man es bei einem Geruchsorgan erwarten möchte, an der dünnen Verbindungsmembran endigen. Nachdem es sich herausgestellt hat, daß die Sache — wenigstens bei der Biene — gerade umgekehrt liegt, daß nämlich die Nervenfasern zur dünnen Verbindungsmembran ziehen, verwandelt sich dieses Gegenargument in eine ebenso starke Stütze für die Annahme einer Riechfunktion der Porenplatten. Wir dürfen auf diese cytologischen Verhältnisse um so mehr Gewicht legen, als nur aus ihnen jene anderen Hypothesen entsprungen sind. Kein positiver Befund deutet auch nur im entferntesten darauf hin, daß die Porenplatten tatsächlich Gehör- oder Drucksinnesorgane seien. Aber eine Funktion mußten sie haben, dem Geruchsinn glaubte man sie wegen der Art der Nervenendigung nicht zuordnen zu dürfen, und so entstanden jene Verlegenheitstheorien.

Auf ein anderes schwerwiegendes Argument für die Riechfunktion der Porenplatten hat schon Nagel [53] hingewiesen, ohne daß es später genügend beachtet worden wäre. An den Fühlern mancher Hymenopteren, und zwar bei Gallwespen, Braconiden, Evaneiden und bei der bekannten *Rhyssa persuasoria* kommen nämlich nur Porenplatten und keine anderen Organe, die dem Geruchsinn dienen könnten, vor. Wären also die Porenplatten keine Geruchsorgane, so hätten die Antennen jener Gall- und Schlupfwespen mit dem Geruchsinn nichts zu tun. Wer einmal beutesuchende Schlupfwespen beobachtet hat, wird sich mit einer solchen Annahme nicht befreunden können. Auch ist es im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß die Geruchsorgane zwar bei den Bienen an den Fühlern sitzen, auf den Antennen anderer Hymenopteren aber völlig fehlen.

Auch die im vorigen Kapitel beschriebenen Versuche mit beiderseitiger partieller Amputation der Fühlergeißeln bestärken mich in meiner Auffassung. Wir haben gesehen, daß eine Biene, die nur mehr ein einziges mit Sinnesorganen versehenes Geißelglied besitzt (das 4. Geißelglied der einen Seite, vgl. Tabelle 8 S. 488) den Dressurduft von anderen Düften noch unterscheidet und sogar auf einen neuen Duft dressiert werden kann. Eine solche Biene hat noch mehrere Hundert Porenplatten, ca. 7 Riechkolben, 12 Flaschenorgane und keine Champagnerpfropforgane. Wenn wir die Porenplatten nicht für Geruchsorgane halten dürften,

wäre das Versuchsergebnis schwer verständlich. Denn es muß bezweifelt werden, daß der Besitz von 7 Riechkolben ausreiche, um beliebige ätherische Öle noch so sicher geruchlich zu unterscheiden.

Es läßt sich aber die Frage experimentell noch schärfer anfassen. Die ca. 7 Riechkegel und 12 Flaschenorgane des 4. Geißelgliedes liegen an seinem distalen Ende. Entfernt man auch noch das äußere Viertel dieses 4. Geißelgliedes, so bleiben an seinem proximalen Teil nur mehr Porenplatten und Tasthaare übrig. Wir wollen uns zunächst klar machen, was von einem solchen Versuch zu erwarten ist.

Die Fühlerglieder sind durch Chitinlamellen, die nur von kleinen Öffnungen durchbrochen sind, gegeneinander abgesetzt. Durchschneide ich den Fühler z. B. an der Wurzel des 5. Geißelgliedes, bei *a* (Fig. G), so verschorft offenbar das kleine Verbindungsloch

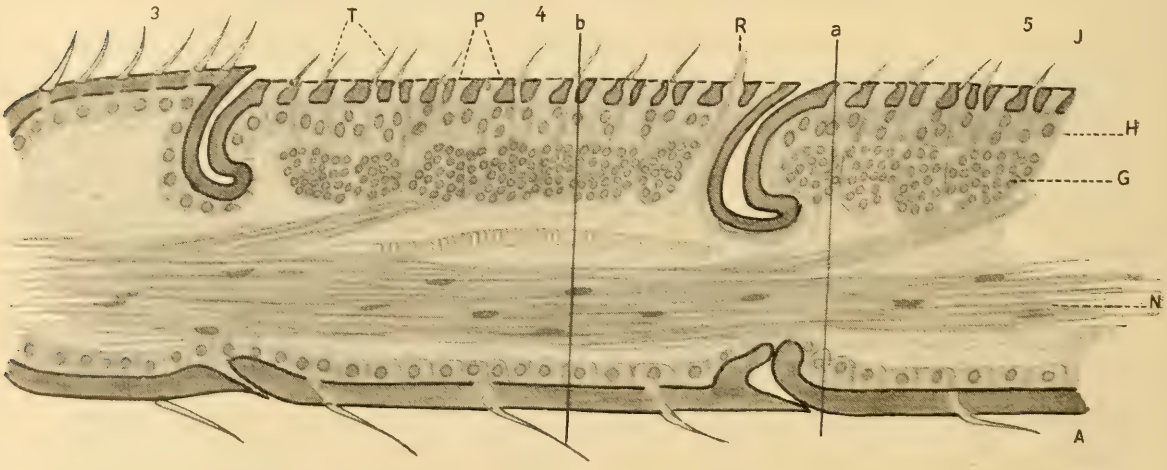


Fig. G. Längsschnitt durch Bienenfühler. *3*, *4*, *5* drittes, viertes und fünftes Geißelglied. *I* Innenseite (Medialseite). *A* Außenseite. *T* Tasthaare. *P* Porenplatten. *R* Riechkegel. *H* Hypodermis. *G* Ganglienzellen. *N* Nerv.

zum nächsten Glied sehr rasch und so kommt es, daß der zarte Inhalt des 4. Geißelgliedes, daß seine Ganglienzellen und Nervenfasern nach einer solchen Operation funktionstüchtig bleiben. Lege ich aber den Schnitt bei *b* an (Fig. G), so ist eine wesentlich größere Wundfläche dieses Gliedes der Luft ausgesetzt. Der erhalten gebliebene Rest von Sinneszellen dieses Gliedes mag in der allernächsten Zeit noch funktionieren können; da macht sich aber die unmittelbare Nachwirkung der Operation störend bemerkbar (vgl. S. 489). Nach einiger Zeit, vielleicht nach wenigen Stunden, wird voraussichtlich der Inhalt dieses Gliedes bis zur nächsten Scheidewand durch die Einwirkung der Atmosphäre dem Verderben anheimgefallen sein.

Ich kann nun von 10 Versuchen berichten, die sich auf 3 solcherart operierte Bienen beziehen und bei welchen die Tiere in der ersten Zeit nach der Operation tatsächlich noch deutliche Spuren eines erhaltenen Riechvermögens erkennen ließen; zwei von diesen Bienen konnten auch noch am nächstfolgenden Tage geprüft werden, da hatten sie aber ihr Riechvermögen anscheinend restlos verloren.

Der Schilderung dieser Versuche möchte ich noch etwas vorausschicken. Es könnte in manchem Leser der Gedanke aufkommen, daß hier, wo naturgemäß nicht mehr so sinnfällige Resultate vorliegen, wie bei den früher erwähnten Experimenten, der Wunsch nach einem positiven Ergebnis meine Beobachtungen in irgendeiner Weise beeinflußt habe. Demgegenüber muß ich bemerken, daß ich zur Zeit dieser Versuche über die genaue Verteilung der einzelnen Sinnesorgane auf dem Bienenfühler noch gar nicht orientiert war und daher nicht das geringste Interesse daran hatte, an Bienen mit $3^1/_2$ Geißelgliedern noch einen Rest des Riechvermögens zu finden. Nur dem Umstande, daß ich damals den Erfolg jeder Operation nach Lupenkontrolle genau verzeichnet habe, ist es zuzuschreiben, daß ich die Befunde in dieser Weise verwerten konnte, als ich nachträglich auf die eigenartige Verteilung der Sinnesorgane aufmerksam wurde.

Das deutlichste Ergebnis erzielte ich an einer Biene, welche zunächst so operiert worden war, daß beiderseits ziemlich genau 4 Geißelglieder erhalten blieben. Sie war auf Fenchelöl (süß) dressiert, Gegenduft war Pfefferminzöl. Nach der Operation bevorzugte sie den Dressurduft noch auf das deutlichste. Sie setzte ihre Sammeltätigkeit fort. 1 Stunde später kürzte ich ihr, während sie am Zuckerwasser sog, den einen Fühler und bei ihrer nächsten Wiederkehr den anderen Fühler um ein weiteres kleines Stückchen. Jetzt waren am linken Fühler 3 Geißelglieder erhalten, am rechten überdies vom 4. Geißelglied so viel, als das 3. lang ist (vgl. Fig. G oder Fig. E, S. 483). Vollgesogen flog sie ab. Vor ihrer nächsten Wiederkehr hatte ich in der üblichen Weise die Versuchsanordnung hergestellt und beobachtete nun die Biene, die nach wenigen Minuten zurückkam. Sie setzte sich während 5 Minuten 10 mal auf die Dressurduftplatte, 1 mal auf die eine, 1 mal auf die zweite, 0 mal auf die dritte Gegenduftplatte. Ein zufälliges Meiden der Gegenduftplatten kommt nicht in Frage, denn sie umschwärmte auch diese zu wiederholten Malen, ohne sich aber — von den 2 erwähnten Ausnahmen abgesehen — zu setzen. Ich wollte den Versuch wiederholen, sie blieb aber nun über 1 Stunde aus. Als sie dann kam und wieder geprüft werden sollte, setzte sie sich nur dreimal flüchtig nieder, darunter 1 mal auf die Dressur-

duftplatte und flog sehr bald wieder davon. Am nächsten Tage stellte sie sich wieder ein und fand nun in 2 Versuchen die Dressurduftplatte nicht mehr heraus; sie setzte sich vielmehr insgesamt 4 mal auf die Dressurduftplatte, 10mal auf die Gegenduftplatte, welche am Orte der letzten Fütterung lag, 1mal, bzw. 3 mal auf die beiden anderen Gegenduftplatten.

Einer anderen Biene schnitt ich die Fühler so ab, daß beiderseits genau $3^3/_4$ Geißelglieder erhalten blieben. Aus der Fangschere frei gelassen und durch 5 Minuten beobachtet, umschwärmte sie die Duftplatten, ohne sich zu setzen; erst am Ende der Beobachtungszeit ließ sie sich einmal auf einer Gegenduftplatte nieder. Als dann das Futter wieder aufgestellt wurde, trank sie und nahm ihre regelmäßen Flüge wieder auf. Mit ihr wurden 3 Versuche unternommen (2, $2^1/_4$ und $2^1/_2$ Stunden nach der Operation). Hierbei setzte sie sich insgesamt 17 mal auf die Dressurduftplatte, 8 mal auf die eine, 9 mal auf die zweite und 10 mal auf die dritte Gegenduftplatte. Im Protokoll habe ich als auffällig vermerkt, daß sie auf der Dressurduftplatte länger zu verweilen pflegte als auf den Gegenduftplatten.

Bei einem dritten Tier fiel die Amputation so aus, daß linkerseits 3, rechterseits $3^1/_2$ Geißelglieder erhalten blieben. Dressurduft war Methylheptenon, Gegenduft Pfefferminzöl. Frei gelassen, setzte sich die Biene 3 mal auf die Dressurduftplatte, 2 mal auf die eine, 1 mal auf die zweite, 0 mal auf die dritte Gegenduftplatte. Am folgenden Tage fuhr sie fort, Zuckerwasser einzusammeln. Als nun ihr Verhalten nochmals geprüft wurde, setzte sie sich nur 1 mal auf die Dressurduftplatte, 4 mal auf die Gegenduftplatte, die am Orte der letzten Fütterung lag, 3 mal auf eine andere, 0 mal auf die dritte Gegenduftplatte.

Tabelle 9.

Auf einen Duft dressierte Bienen, Verhalten nach partieller Amputation beider Fühlergeißeln.

Protokoll No.	Zahl der erhaltenen Geißelglieder links	rechts	Zeitpunkt der Versuche	Dressurduft	Gegenduft	Frequenz der Platten Dressurduft	Gegenduft	Gegenduft	*Gegenduft
272a	3	$3^1/_2$	5—10 Min. nach d. Oper.	Fenchelöl s.	Pfefferminzöl	10	1	1	0
272b	„	„	$^5/_4$ St. nach d. Op.	„	„	1	1	0	1
268a	$3^3/_4$	$3^3/_4$	unmittelbar „	„	„	0	1	0	0
268b	„	„	2 Stunden „	„	„	7	6	6	4
268c	„	„	$2^1/_4$ „ „	„	„	7	1	2	3
268d	„	„	$2^1/_2$ „ „	„	„	3	1	1	3
278a	3	$3^1/_2$	unmittelbar „	Methylheptenon	„	3	1	0	2
					Summa	31	12	10	13

Ich habe die zahlenmäßigen Resultate der Versuche, soweit diese am Tage der Operation angestellt waren, in Tabelle 9 eingetragen. Bei der Bewertung der Zahlen ist zu beachten, daß, wie bei allen Experimenten, die Dressurduftplatte stets an einer vom Platze der letzten Fütterung abweichenden Stelle aufgelegt wurde, so daß sich der Ortssinn der Bienen nur zugunsten einer Gegenduftplatte geltend machen konnte.[1])

---

1) Anm. bei d. Korr.: Die schon erwähnte, soeben erschienene Arbeit von VOGEL [67] läßt mich daran zweifeln, ob diese Versuche als Beweis für die Geruchsfunktion der Porenplatten gelten können. VOGEL unterscheidet an den Fühlern der Wespen und Bienen dreierlei Geruchsorgane: Riechkegel, Porenplatten und „sensilla trichodea olfactoria". Die Sinneshärchen („sensilla trichodea") des Bienenfühlers habe ich, ebenso wie alle früheren Untersucher, für Tastorgane gehalten. Nach der Auffassung von VOGEL sind am Bienenfühler nur wenige von diesen Härchen tatsächlich Tasthärchen, weitaus die meisten wären Riechhärchen. Dann wären aber bei den eben besprochenen Bienen, welchen die Fühler im 4. Geißelgliede abgeschnitten waren, außer den Porenplatten auch noch „Riechhärchen" erhalten geblieben, und der Schluß, den ich aus dem Verhalten dieser Tiere auf die Geruchsfunktion der Porenplatten gezogen habe, wäre nicht bindend.

Da in seiner knappen vorläufigen Mitteilung keine Abbildungen der „sens. trichodea olfactoria" enthalten sind, war Herr Prof. VOGEL so freundlich, mir einige seiner schönen Präparate zur Ansicht zu schicken. Es freut mich, feststellen zu können, daß die feinen histologischen Einzelheiten, die er in seinen Abbildungen der Wespenorgane gibt, an den Präparaten in voller Schärfe zu erkennen sind. Was die „sens. trichodea olfactoria" anbelangt, so scheint mir für die Wespen dieser Ausdruck nicht glücklich gewählt. Es handelt sich um typische Riechkegel, die bei den Wespen in zweierlei Ausbildung (schlank und plump) vorkommen; die schlanke Form war bisher nicht beschrieben worden. Anders liegt die Sache bei den Bienen. Hier haben die „sens. trichodea olfactoria" VOGEL's den Charakter von Sinneshärchen und ich möchte sie auch jetzt noch für Tasthärchen halten. Ihr allgemeiner Habitus, die Art ihrer Verbindung mit der Fühleroberfläche und ihre Dickwandigkeit (nur an der äußersten Spitze werden sie zartwandig) scheint dafür zu sprechen. Auch muß man sich fragen, ob denn der Bienenfühler noch als Organ des Tastsinnes — das er doch offenbar auch ist — betrachtet werden kann, wenn lediglich die spärlichen „echten Tasthärchen" VOGEL's für diese Funktion zur Verfügung stehen. Andrerseits gebe ich zu, daß nach den VOGEL'schen Präparaten der Terminalstrang ins Innere der fraglichen Härchen eintritt, wie es nach unseren bisherigen Kenntnissen sonst bei Tasthärchen nicht der Fall ist. Die Möglichkeit, daß diese Gebilde Riechhärchen sind, genügt, um meinem in Rede stehenden Argument die Beweiskraft zu nehmen. Doch kommt VOGEL auf Grund seiner histologischen

Ich glaube, wir können nach allen hier mitgeteilten Überlegungen und Befunden überzeugt sein, daß die Porenplatten der Bienen Geruchsorgane sind. Ich will damit natürlich eine ebensolche Funktion der „Riechkegel" nicht in Zweifel ziehen.

Man hat sich schon des öfteren die Frage vorgelegt, welche Bedeutung wohl das Vorkommen verschiedenartig gestalteter Geruchsorgane haben möge, am gleichen Insect, am gleichen Körperteil, in unmittelbarer Nachbarschaft. Man dachte dabei vor allem an die Riechkegel und an die versenkten Grubenkegel gewisser Insecten und meinte, daß die ersteren während der Ruhe [1]) in Funktion treten, letztere aber während des Fluges, wobei die über die Gruben wegstreichende Luft zum Teil eindringt und in der Höhle in lebhafte Zirkulation versetzt wird (DEMOLL [8], p. 29, 30); oder — was im wesentlichen auf dasselbe hinausläuft — daß die erhabenen Kegel dem Nahgeruch, die Grubenkegel dem Ferngeruch dienen (SCHENK [62] fand an Schmetterlingen Anhaltspunkte für die Richtigkeit dieser Ansicht).

Ich glaube, daß wir auch das Vorkommen von Riechkegeln und Porenplatten am Bienenfühler in diesem Sinne deuten können. Dann würde die auffallende Tatsache verständlich, daß die Riechkegel den Drohnen, und allgemein den Männchen der Apiden fehlen. Die Arbeitsbiene hat im Innern des Stockes vielseitige, heikle Aufgaben zu erfüllen, bei welchen sie zur Orientierung auf ein Beriechen der Gegenstände aus nächster Nähe, im Vereine mit einem gleichzeitigen Betasten (Kontaktgeruch FOREL's) in hohem Maße angewiesen sein wird. Für diese Funktion, für ein solches Beriechen aus unmittelbarer Nähe, mögen die über den Wald von Tasthärchen vorragenden Riechkegel besonders geeignet sein. Bei den Drohnen, die zu häuslichen Arbeiten nicht geschaffen und nicht befähigt sind, die ihre einfache und einseitige Lebensaufgabe aus dem Stock hinaus ins Freie führt, vermissen wir diese Organe. Von um so größerer Wichtigkeit ist für sie ein scharfer Geruchsinn während des Fluges, um die Königin in den Lüften aufzufinden. Und

---

Untersuchungen gleichfalls zu der Überzeugung, daß die Porenplatten Geruchsorgane sind, so daß, falls sich seine Auffassung der „sens. trichodea olfactoria" als zutreffend erweist, mein Argument durch seines ersetzt wird.

1) Und wohl auch beim Kriechen und Laufen!

so wird es begreiflich, daß die Drohne 5mal so viele (freilich etwas kleinere) Porenplatten besitzt als die Arbeiterin. Denn dieser Aufgabe, dem Riechen während des Fluges, dienen ja wohl die Porenplatten. Dabei streicht die Luft lebhaft durch den Borstenbesatz der Fühler, da bedarf es keiner vorragenden Riechorgane mit besonders großer Oberfläche. Eine strenge durchgeführte Arbeitsteilung, ein Funktionieren der einen Organe nur während des Fluges, der anderen nur bei einem Beriechen aus der Nähe, wird man natürlich nicht annehmen.

Es ist merkwürdig, daß die Zahl der Porenplatten bei den Bienen so außerordentlich groß ist, um ein vielfaches größer als bei den Schlupfwespen, die doch immer wieder als Beispiel für das Vorkommen einer wunderbaren Riechschärfe bei Insecten herangezogen werden; auch die Zahl der Geruchsorgane an den Fühlern der Schmetterlingsmännchen (vgl. S. 452, 453) reicht an die Zahl der Porenplatten des Bienenfühlers nicht heran. Es war dies für manche Forscher auch ein Grund, ihre Geruchsfunktion überhaupt in Abrede zu stellen. Vielleicht ist die Sache bei näherer Betrachtung doch nicht so unverständlich.

Wir wissen heute, daß die Riechschärfe der Biene (Arbeiterin) der Riechschärfe eines normalen menschlichen Geruchorganes recht ähnlich und jedenfalls von der gleichen Größenordnung ist, wir wissen aber auch, daß sie zahllose verschiedenartige Düfte unterscheiden kann, was beim Blütenbesuch für sie von Wichtigkeit ist [17]. Von den Schlupfwespen und von manchen Schmetterlingsmännchen wissen wir, daß sie einen Geruch wahrnehmen, der uns verschlossen ist, daß jene ihr verborgenes Opfer, daß diese ihr Weibchen, das für uns völlig geruchlos ist, aus großer Entfernung wittern. Aber wir wissen nicht, in welcher Konzentration jene Duftstoffe, auf welche unsere Nase vielleicht auch unter den günstigsten Bedingungen nicht ansprechen würde, an ihr Geruchsorgan gelangt, wie wissen auch nichts von einer Fähigkeit dieser Insecten, eine größere Zahl von Düften qualitativ zu unterscheiden. Es ist durchaus möglich, und diese Ansicht ist auch schon von manchen ausgesprochen worden, daß jene Schlupfwespen und Schmetterlinge Geruchsspezialisten sind, deren Geruchsorgane nur auf den einen, für sie lebenswichtigen Duft eingestellt sind. Es wäre dann theoretisch verständlich, daß sie weniger Einzelorgane brauchen als solche Insecten, die wie die Bienen zur Unterscheidung zahlreicher Duftqualitäten befähigt sind.

Wenn die Annahme, daß Schmetterlinge Geruchsspezialisten sein könnten, die Bienen aber nicht, allzu gewagt und hypothetisch erscheint, so möchte ich auf folgendes hinweisen: Für Bienen, die auf einen Duft dressiert sind, wird der Dressurduft schon durch eine relativ geringfügige Beimischung eines fremden Duftes so verändert, daß sie ihn gegenüber dem reinen Dressurduft deutlich vernachlässigen und, wenn die Beimischung genügend stark ist, gar nicht mehr beachten ([17] p. 139 ff.). Hierbei ist es gleichgültig, ob der beigemischte Duft ein Blütenduft oder ein für die Biene biologisch bedeutungsloser Gestank ist ([17] p. 201 ff., 206 ff.). Schmetterlingsmännchen aber werden im Aufsuchen der Weibchen nicht im mindesten gestört, wenn man die letzteren in Wolken fremdartiger Düfte hüllt (Fabre [12], Mayer [45]). Wenn die Bienen den fremden Duft riechen, die Schmetterlinge aber nicht, wird das verschiedenartige Verhalten erklärlich.

Nun wird man einwenden: sollte es sich tatsächlich so verhalten, warum haben dann die Drohnen 5mal so viele Porenplatten wie die Arbeitsbienen? Ist nicht ihre Aufgabe mit dem Finden der Königin erfüllt? Könnten sie also nicht ebenso gut Geruchsspezialisten sein wie die Schmetterlinge und Schlupfwespen, und mit einer geringeren Zahl von Einzelorganen auskommen? — Ich meine, daß auch hierfür eine annehmbare Deutung nicht allzu schwer zu finden ist. Können wir denn glauben, daß innerhalb derselben Species bei männlichen und weiblichen Tieren die Physiologie des Geruchsinnes grundverschieden ist? Die Fähigkeit zur Unterscheidung zahlreicher Duftqualitäten, deren das Weibchen und vor allem die Arbeiterin bedarf, wird auch auf die Drohne vererbt und eine Steigerung der Riechschärfe nur durch eine Vermehrung der Geruchsorgane erreicht werden und nicht durch eine Änderung ihrer Funktionsweise.

Damit stehen wir nun freilich wieder auf dem schwanken Boden der Spekulation und sind von unserem Vorsatz abgewichen, wie es jedem, der sich in dieses fesselnde Gebiet vertieft, nur allzu leicht geschieht.

Zusammenfassung.

Die makroskopische und mikroskopische Anatomie, biologische Beobachtungen und experimentelle Studien weisen gemeinsam darauf hin, daß die Fühler der Insecten die Träger ihrer Geruchsorgane seien. Doch wurden auch widersprechende Meinungen laut. Ins-

besondere hat McIndoo neuerdings in einer Reihe von Arbeiten auf Grund ausgedehnter histologischer und experimenteller Untersuchungen die Ansicht vertreten, daß bei Bienen und anderen Hymenopteren, bei Käfern, Schmetterlingen und Fliegen die Antennen mit dem Geruchsinn nichts zu tun hätten und daß die wahren Geruchsorgane bei diesen Insecten vornehmlich an den Flügeln und Beinen zu finden seien. Die alte Beobachtung, daß Insecten mit abgeschnittenen Fühlern auf Geruchsreize nicht mehr reagieren, sei auf eine allgemeine Reaktionsunfähigkeit der durch die schwere Operation geschädigten Tiere, und nicht auf den Verlust von Geruchsorganen zurückzuführen.

Es läßt sich aber auf verschiedenen Wegen nachweisen, daß bei den Bienen die Geruchsorgane an den Fühlern lokalisiert sind:

1. Schneidet man Bienen, die auf einen Duft dressiert sind, beide Fühler ab, so sind sie nicht mehr fähig, den Dressurduft von anderen Düften zu unterscheiden. Macht man die gleiche Operation an Bienen, die auf eine Farbe dressiert sind, so unterscheiden sie die Dressurfarbe von anderen Farben ebenso sicher wie zuvor. Dieser Kontrollversuch zeigt, daß das Ausbleiben der Duftreaktion im ersten Falle nicht auf eine mit der Operation verbundene allgemeine Schädigung, sondern nur auf den Verlust des Geruchsinnes bezogen werden kann.

2. Auf einen Duft dressierte Bienen setzen manchmal nach der Amputation der Fühler ihre Sammeltätigkeit noch stundenlang, ja tagelang fort. Sie sind und bleiben unfähig, den Dressurduft, der sie vordem so sicher geleitet hat, beim Aufsuchen des Zuckerwassers zu verwerten. In jeder anderen Beziehung aber benehmen sie sich wie normale Tiere, sind also nicht in ihrem Allgemeinbefinden schwer geschädigt.

3. Der Schaft und die 3 proximalen Geißelglieder der Bienen weichen in ihrem Bau von den 8 distalen Geißelgliedern wesentlich ab: nur die letzteren sind mit Sinnesorganen übersäet. Schneidet man einer duftdressierten Biene beide Fühlergeißeln so ab, daß auch nur ein mit Sinnesorganen versehenes Geißelglied erhalten bleibt, so ist sie noch fähig, den Dressurduft von anderen Düften zu unterscheiden, und sie läßt sich noch auf einen neuen Duft umdressieren. Verliert sie aber das letzte mit Sinnesorganen besetzte Geißelglied, so verliert sie auch völlig ihr Unterscheidungsvermögen für Düfte. Der Geruchsinn der Biene ist also an die Sinnesorgane ihrer Fühler strenge gebunden.

4. Dieses Versuchsergebnis läßt sich auch folgendermaßen ausdrücken: Eine Biene, welcher **15** Fühlerglieder abgeschnitten werden, so daß auf einer Seite 3, auf der anderen Seite 4 Glieder der Fühlergeißel erhalten bleiben, erkennt noch den Dressurduft und läßt sich noch auf neue Gerüche dressieren, eine Biene welcher **16** Fühlerglieder abgeschnitten werden, so daß jederseits 3 Geißelglieder erhalten bleiben, hat ihren Geruchsinn verloren. Auch daraus ergibt sich, daß MC INDOO's Ansicht nicht haltbar ist; denn man kann nicht annehmen, daß das Abschneiden von 15 Fühlergliedern keine allgemeine Schädigung, das Abschneiden von 16 Fühlergliedern aber einen schweren Schock verursache.

Aus der Tatsache, daß eine Biene, die sich nur im Besitze eines einzigen mit Sinnesorganen versehenen Fühlergliedes befindet, noch unzweideutig auf Düfte reagiert, nach dem Verluste dieses Gliedes aber keinen Rest von Geruchsvermögen mehr erkennen läßt, dürfen wir mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Geruchsorgane der Biene ausschließlich an ihren Fühlern vorkommen; sollten doch auch an anderen Körperstellen welche sitzen, so müßten sie daselbst so spärlich sein, daß ihre Bedeutung von den Geruchsorganen eines einzigen Fühlergliedes vollständig in den Schatten gestellt wird.

An der Fühlergeißel der Biene kommen 5 Arten von Sinnesorganen vor. Die Tastfunktion der Tasthaare ist nicht zweifelhaft. Gegen die Riechfunktion der Riechkegel bestehen auch keine Bedenken. Es läßt sich wahrscheinlich machen, daß sie für den Kontaktgeruch, für das Beriechen der Gegenstände aus unmittelbarer Nähe, von besonderer Bedeutung sind. Für die Funktion der Champagnerpfropforgane und der Flaschenorgane ließen sich keine neuen Anhaltspunkte gewinnen; die Flaschen dürften mit dem Geruchsinn nichts zu tun haben. Hingegen ist es kaum zweifelhaft, daß die viel umstrittenen Porenplatten Geruchsorgane sind. Dies folgt erstens aus der Art der Nervenendigung, die bisher nicht zutreffend beschrieben wurde; zweitens aus dem alleinigen Vorkommen von Porenplatten an den Fühlern mancher Hymenopteren; drittens aus theoretischen Bedenken, die aus gewissen Versuchsergebnissen einer anderen Auffassung erwachsen würden; viertens daraus, daß Bienen, bei welchen mit Ausnahme einer Gruppe von Porenplatten alle Sinnesorgane, die als Geruchsorgane in Betracht kommen könnten, experimentell ausgeschaltet waren, noch Spuren eines erhaltenen Riechvermögens erkennen ließen.

Literaturverzeichnis.

1. Barrows, W. M., The reactions of the pomace fly, Drosophila ampelophila Loew, to odorous substances, in: Journ. exper. Zool., Vol. 4, 1907, p. 515—537.
2. Böhm, L. K., Die antennalen Sinnesorgane der Lepidopteren, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Vol. 19, 1911, p. 219—246.
3. Burmeister, H., Handbuch der Entomologie, Vol. 1, p. 319 u. 527.
4. v. Buttel-Reepen, H., Leben und Wesen der Bienen, Braunschweig 1915.
5. Chadima, J., Über die von Leydig als Geruchsorgane bezeichneten Bildungen bei den Arthropoden, in: Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 1873, p. 36—44.
6. Deegener, P., Sinnesorgane, in: Handbuch Entomologie (Chr. Schröder), Vol. 1, 1912, p. 140 ff.
7. Demoll, R., Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie über einen Stiboreceptor der Uroceriden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, 1909, p. 187—209.
8. —, Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion, Braunschweig 1917.
9. Dönhoff, Über das Geruchsorgan der Bienen, in: Eichstädt. Bienenztg., Vol. 10, 1854, p. 231.
10. —, Dsgl., ibid., Vol 11, 1855, p. 44.
11. Erichson, G. F., Dissertatio de fabrica et usu antennarum in insectis, Berlin 1847.
12. Fabre, J. H. Bilder aus der Insektenwelt, 1. Reihe, Stuttgart, p. 80 ff.
13. Forel, A., Les Fourmis de la Suisse, in: Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturw., Vol. 26, 1874, p. 144 ff.

14. Forel, A., Études myrmécologiques en 1884 avec une description des organes sensoriels des antennes, in: Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., Vol. 20, 1884.

15. —, Das Sinnesleben der Insekten, München 1910.

16. v. Frisch, K., Der Farbensinn und Formensinn der Biene, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Physiol., 1915, p. 1—188, auch als Buch, Jena 1914.

17. —, Über den Geruchsinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung, ibid., Vol. 37, 1919, p. 1—238, auch als Buch, Jena 1919.

18. —, Zur alten Frage nach dem Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. Versuche an Bienen, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 69, 1919, p. 17—26.

19. Graber, V., Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 5, 1885, p. 385—398 u. 449—459.

20. —, Neue Versuche über die Funktion der Insektenfühler, ibid., Vol. 7, 1887, p. 13—19.

21. Hauser, G., Physiologische und histiologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 34, 1880, p. 367—403.

22. Henning, H., Der Geruch, Leipzig 1916.

23. Hennings, C., Die Mikrotom-Technik des Chitins, in: Z. wiss. Mikroskop., Vol. 17, 1900, p. 311—313.

24. Hesse, R. und F. Doflein, Tierbau und Tierleben, Vol. 1, Der Tierkörper als selbständiger Organismus, Leipzig u. Berlin, 1910, p. 640 ff.

25. —, Vol. 2, Das Tier als Glied des Naturganzen, Leipzig u. Berlin, 1914, p. 431, 432.

26. Hicks, I. B., On a new organ in Insects, in: Journ. Proceed. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 1, 1857, p. 136—140.

27. —, Further remarks on the organs found on the bases of the halteres and wings of Insects, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 22, 1857, p. 141—145.

28. —, On a new structure in the antennae of Insects, ibid. p. 147—154.

29. —, On certain sensory organs in Insects, hitherto undescribed, ibid., Vol. 23, 1862, p. 139—153.

30. Hochreuther, R., Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper, in: Z. wiss. Zool., Vol. 103, 1912, p. 1—114.

31. Janet, Organes sensitifs de la mandibule de l'abeille, in: C. R. Acad. Sc. Paris, Vol. 151, 1910, p. 618.

32. Joseph, G., Über Sitz und Bau der Geruchsorgane bei den Insekten, in: 50. Ber. Vers. Naturf. Ärzte München, 1877, p. 174—176.

33. Jourdan, E., Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere, Leipzig 1891.

34. Kafka, G., Einführung in die Tierpsychologie, 1. Die Sinne der Wirbellosen, Leipzig 1914.

35. Kellogg, V. L., Some Silkworm moth reflexes, in: Biol. Bull., Vol. 12, 1907, p. 152—154.

36. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893.

37. Kraepelin, K., Über die Geruchsorgane der Gliedertiere, in: Osterprogramm Realschule Johanneum Hamburg, 1883.

38. Krausse, A. H., Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen in ihrer Zahl und Verteilung bei den Geschlechtern und Individuen einiger Arten, Inaug.-Dissert., Jena 1907.

39. Lefebvre, M. A., Note sur le sentiment olfactif des antennes, in: Ann. Soc. entomol. France, Vol. 7, 1838, p. 395—399.

40. Lehr, R., Die Sinnesorgane der beiden Flügelpaare von Dytiscus marginalis, in: Z. wiss. Zool., Vol. 110, 1914, p. 87—150.

41. Leydig, F., Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten, in: Arch. Anat. Physiol., 1860, p. 265—314.

42. —, Die Hautsinnesorgane der Arthropoden, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886.

43. Lubbock, J., Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, Leipzig 1889.

44. Ludwig, N., Über Geruchsempfindung und Riechorgane der Honigbiene, in: Natur und Offenbarung, Vol. 45, 1899, p. 554—563.

45. Mayer, A. G., On the mating instinct in moths, in: Ann. Mag. nat. Hist., (7) Vol. 5, 1900, p. 183—190.

46. Mc Indoo, N. E., The olfactory sense of the honey bee, in: Journ. exper. Zool., Vol. 16, 1914, p. 265—346.

47. —, The olfactory sense of Hymenoptera, in: Proceed. Acad. nat. Sc. Philadelphia, 1914, p. 294—341.

48. —, The olfactory sense of Coleoptera, in: Biol. Bull., Vol. 28, 1915, p. 407—460.

49. —, The sense organs on the mouth-parts of the honey bee, in: Smithsonian misc. Collections, Vol. 65, No. 14, 1916, p. 1—55.

50. —, The olfactory organs of Lepidoptera, in: Journ. Morphol., Vol. 29, 1917, p. 33—54.

51. —, The olfactory organs of Diptera, in: Journ. comparat. Neurol. Vol. 29, 1918, p. 457—484.

52. Nagel, W., Die niederen Sinne der Insekten, Tübingen 1892.

53. —, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe, in: Bibliotheca zool., Vol. 7, H., 18, 1894, p. 1—207.

54. Newport, G., On the use of the antennae of Insects, in: Trans. entomol. Soc. London, Vol. 2, 1840, p. 229—248.

55. Nieden, F., Der sexuelle Dimorphismus der Antennen bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Insektenbiol., Vol. 3, 1907.

56. Perris, M. E., Mémoire sur le siége de l'odorat dans les articulés, in: Ann. Sc. nat. (3) Zool. Vol. 14, 1850, p. 149—178.

57. —, dasselbe, in: Act. Soc. Linn. Bordeaux, Vol. 16, 1849, p. 225 bis 260.

58. Plateau, F., Une expérience sur la fonction des antennes chez la Blatte, in: CR. Soc. entomol. Belg., 1886, p. 118—122.

59. vom Rath, O., Über die Hautsinnesorgane der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46, 1888, p. 413—454.

60. Röhler, E., Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., 1906, p. 225—288.

61. Ruland, F., Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46, 1888, p. 602—628.

62. Schenk, O., Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Anat. 1903, p. 573—618.

63. Schiemenz, P., Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene, nebst einem Anhange über das Riechorgan, in: Z. wiss. Zool., Vol. 38, 1883, p. 71—135.

64. Slater, J. W., On the functions of the antennae of Insects, in: Zoologist, Vol. 6, 1848, p. 2175—2177.

65. Trouvelot, L., The use of the antennae in Insects, in: Amer. Natural., Vol. 11, 1877, p. 193—196.

66. Vogel, R., Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben in: Z. wiss. Zool., Vol. 98, 1911, p. 68—134.

67. —, Zur Kenntnis der Geruchsorgane der Wespen und Bienen, in: Zool. Anz., Vol. 53, 1921, p. 21—29.

68. Wasmann, E., Zur Bedeutung der Fühler bei Myrmedonia, in: Biol. Ctrbl., Vol. 11, 1891, p. 23—26.

69. Weinland, A., Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren, in Z. wiss. Zool., 51, 1891, p. 55—166.

70. Wolff, I. I. B., Das Riechorgan der Biene, in: Nova Acta Leopold.-Carol. Akad. Naturf., Vol. 38, 1875, p. 1—251.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 10.

Fig. 1. Bienen, die auf dem Thorax in verschiedenen Farben gezeichnet sind, werden durch Fütterung mit Zuckerwasser auf den Duft eines ätherischen Öles dressiert. Die 3 leeren Glasschälchen stehen auf Platten, welche mit einem anders duftenden ätherischen Öl („Gegenduft") betropft sind.

Fig. 2. Duftdressur, wie in Fig. 1. Wenn als Dressurduft und Gegenduft zwei ätherische Öle verwendet werden, deren Tropfen auf dem Fließpapier nicht ganz gleich aussehen, wird die Möglichkeit einer optischen Orientierung durch Bedecken der Duftpapiere mit einem engmaschigen Gewebe verhindert.

Fig. 3. Fühlerlose Biene auf der Suche nach dem Dressurduft. Die 3 Gegenduftplatten und die Dressurduftplatte (links vorn) mit leeren, reinen Glasschälchen versehen. Die Biene versucht die Platten aus nächster Nähe zu beriechen und erweist sich als unfähig, den Dressurduft vom Gegenduft zu unterscheiden.

Fig. 4. Kontrollversuch: Eine auf Blau dressierte Biene sucht auch nach der Amputation beider Fühler ein reines, leeres Glasschälchen auf blauem Papier hartnäckig nach dem gewohnten Futter ab, während sie die Schälchen auf gelben Papieren nicht beachtet.

Fig. 5. Der gleiche Versuch wie Fig. 4, aus größerer Entfernung aufgenommen, so daß die Platten in den üblichen Abständen aufgelegt werden konnten.

Tafel 11.

Fig. 6. *T* Tasthaar, *R* Riechkegel, *N* Terminalstrang (Nerv), *L* einspringende Chitinlamelle, welche das Fühlerglied gegen das nächste abgrenzt (vgl. Textfig. G, S. 502). Längsschnitt durch Bienenfühler. 750 : 1.

Fig. 7. Champagnerpfropforgan. Längsschnitt durch Bienenfühler 750 : 1.

Fig. 8. Flaschenorgan. Längsschnitt durch Bienenfühler 750 : 1.

Fig. 9. Flaschenorgane einer Ameise, nach KRAEPELIN.

Fig. 10. Porenplatte. *V* Verschlußplatte, *R* ringförmige Verbindungsmembran, *N* Terminalstrang. Längsschnitt durch Bienenfühler 750 : 1.

Fig. 11. Porenplatte. Die Verschlußplatte hat sich beim Schneiden an einer Seite abgelöst und läßt die Verbindungsmembran deutlich erkennen. Längsschnitt durch Bienenfühler.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Artumbildungs- und Variabilitätsstudien am Nervensystem von Firoloida kowalevskyi VAYSS. (desmaresti).

Von

L. Brüel, Halle.

Mit Tafel 12 und 13.

In viel höherem Grade, als es durch die Arbeiten von LEUCKART [1]) und TESCH [2]) schon bekannt war, ähnelt das periphere Nervensystem von *Firoloida* dem der Pterotracheen (*Euryops* TESCH eingeschlossen); so sehr, daß dieser sonst doch wenig konservative Komplex hier eben deshalb den lebendigsten Beweis für sehr enge genetische Beziehungen liefert. Wo aber Abweichungen vorkommen, lassen sich mehrfach die Verhältnisse der *Firoloida* nur als Folgezustände des Baus von *Pterotrachea* verstehen, und deuten so auf die Richtung der phyletischen Umwandlung hin, die stattfand. Und wenn es sich nun weiter ergibt, daß an den Stellen stärkster Abänderung eine teilweise tiefgreifende Variabilität hervortritt, sogar an solchen Teilen, die zum zentralen System gerechnet werden müssen, so schien es mir erwünscht, eine solche Labilität phyletisch neu entstandener Einrichtungen in ihren Eigenschaften zu untersuchen, und darzustellen.

Nicht weniger bemerkenswert jedoch ist offenbar an sich die

1) RUD. LEUCKART, Zool. Untersuchungen, Heft 3, Gießen 1854.
2) J. J. TESCH, Das Nervensystem der Heteropoden, 1913, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 105.

Tatsache so weitgehender Variabilität der Hauptnervenstränge innerhalb einer sonst wohl umschriebenen Species: denn m. W. ist Ähnliches nirgends bekannt geworden, auch nicht unter Mollusken. — Weil aber schließlich diese Art über alle wärmeren Meere verbreitet ist — mein mehrere Hundert umfassendes Material aus allen Oceanen enthielt, wie schon das begrenztere Tesch's, nur die eine Species, Vayssière's Abtrennung einer zweiten (f. d. Mittelmeer) ist zweifellos das Ergebnis einer Täuschung durch geschrumpfte Alkoholtiere — so wird auch die Verteilung der Varianten auf diese durch Kaltwasser völlig getrennten Populationen, von mehrfachem Standpunkt her betrachtet, Interesse begegnen.

Um alles dessen willen möge dieser Fragekomplex hier in Kürze analysiert sein; wobei die Darstellung der Gesamtanatomie des Nervensystems einbezogen werden und vorausgehen muß.

I. Anatomische Grundlagen.

Nur das Gröbste ist bekannt; und dazu an dem entscheidenden Problempunkt des Heteropodennervensystems, der Form der Pleuropedo-visceralverbindung nicht richtig. Immerhin kennen wir die Gestalt und einigermaßen die Lage der Ganglien, und auch die Stämme der Hauptnerven wurden beschrieben, wie denn die Durchsichtigkeit der Tiere diese selbst in Alkoholexemplaren zu sehen erlaubt. Die allgemeine Ähnlichkeit mit *Pterotrachea* stand dadurch insoweit fest.

Vergleichen wir nun genauer, wobei meine Bearbeitung des Nervensystems von *Pterotrachea*[1]) die Grundlage bilden hilft, so zeigen zunächst die Cerebralganglien der *Firoloida* wirklich die beschriebene Vereinfachung, indem die äußeren Kennzeichen einer Zusammengesetztheit ihrer Vorderenden — aus je 2 Anschwellungen, einer dorsalen und ventralen —, hier verschwunden sind, und überhaupt diese eigentlichen längs erstreckten cerebralen Zentren ungegliedert und kürzer erscheinen wie dort, während die mit ihnen verbundenen, quer sie überdeckenden und seitlich weit überragenden Ganglia sensoria (vgl. Fig. 1) die Prägung der anderen Gattung allerdings beibehalten haben. Doch ist schließlich an den cerebralen selbst wenigstens je ein vorderer und hinterer Abschnitt, wie sie *Pterotrachea* auszeichnen,

1) Ludw. Brüel, Über das Nervensystem der Heteropoden. I. *Pterotrachea*, in: Zool. Anz., Vol. 45, 1915.

mittels einer Querkerbe angedeutet; und die Nervenursprünge sind völlig identisch mit dieser Gattung auf beide verteilt.

Alle Nerven der *Pter.* außer einem sind vorhanden. Nicht nur wie beschrieben vorn das Cerebrobuccalconnectiv und der dorsale Rüsselnerv (dors. proboscidis), dahinter nach unten der Jugularis, darüber endlich der Frontalis [1]), am hinteren Ganglion aber das Cerebropedalconnectiv und über sowie mediad von ihm der Nackennerv (nuchalis); sondern außerdem der Infraorbitalis der *Pter.*, gleichen Ursprungs und Verlaufs, auch wie dort mit dem Staticus, der seinerseits genau an der gleichen Stelle im Winkel zwischen sensorischem und hinterem Ganglion abgeht, streckenweise oder durch Anastomose in der Mitte verbunden; und nicht minder, ebenfalls in allem mit *Pter.* identisch, der dünne ungeteilt verlaufende Präorbitalis, dessen Endorgan, etwas weiter caudad gerückt, hier mehr unter dem Auge gelegen ist. Sogar die dorsale Längsanastomose, die zwischen dem 1. Seitenast des Nuchalis und dem entsprechenden des Frontalis („Tentacularis" loco citato) der *Pter.* straff beidseitig über das Gehirn gespannt ist (vgl. Zool. Anz. 45, Fig. 3) und in ihrer Mitte einen kleinen Dorsalnerv zur Scheitelhaut schickt, ist samt diesem Nerv bei der kleineren Gattung ebenfalls zur Stelle. Nur sitzt jener erste Ast des Nuchalis („nuch lat."), bei *Pter.* nicht ganz selten auf einer Körperseite getrennt von dem Hauptnerven am Gehirn entspringend, bei unserer Gattung immer fest an seinem Stamm. Gerade umgekehrt zeigt sich der erste Frontalisast hier ganz regelmäßig isoliert mit seinem Ursprung auf das Cerebralganglion verlegt (Fig. 1), was bei meinem großen Material von *Pter.* niemals der Fall war. Ein Auftreten von verstärkter Variabilität ist übrigens, hier wie anderwärts, mit solcher auf Abspaltung beruhender Umwandlung niemals verbunden. Die Versorgungsgebiete dieser Nerven nicht nur, sondern sogar ihre Verzweigungsart ist denn auch bei beiden Gattungen völlig in Übereinstimmung, ebenso wie für alle anderen bisher genannten Stämme.

Das gilt nicht mehr ganz, sobald wir den Subocularis der

1) Im Zool. Anz. Vol. 45 habe ich bei *Pter.* diesen Nerv Tentacularis genannt, da er laut unwidersprochener Angabe mehrerer Autoren den Kopffühler bei Carinaria versorgen sollte. Inzwischen ergab sich, daß in Wahrheit dort diese Funktion einem Nerven zukommt, der sich dem Subocularis der *Pter.* homologisieren läßt; und ich bezeichne daher jenen erstgenannten nunmehr auch bei dieser Gattung als N. frontalis, während der richtige Fühlernerv die Bezeichnung Subocularis beibehalten mag, da er nirgends nur den Tentakel innerviert.

Pter. aufsuchen. Sein Ursprungsstamm, dort (und bei *Carinaria*) ventral vom Frontalis und vor ihm eingefügt, fehlt unserer Gattung stets. Dagegen hat jener Frontalis hier außer den beiden Ästen seiner Endgabel (vgl. Zool. Anz. 45, Stamm und Ast II des „Tentac." genannt), deren Stellung und Verteilungstyp *Pterotrachea* entspricht, meist noch 2 gesonderte Zweige (Fig. 1 sub p und sub a), die unter dem Auge durchziehen, wie jene darüber, und oft ganz dieselben Endgebiete versorgen, wie die 2 Hauptäste des Subocularis der stammväterlichen Gattung. Immer ist auch bei *Firol.* der Stamm des Frontalis relativ (etwa zum Jugularis) beträchtlich dicker wie dort. Sonst jedoch herrscht hier Variabilität einer jeden Beziehung. Die Endgebiete können anders abgegrenzt sein. Die beiden Subocularisäste können an gleicher Stelle, oder aber verschieden hoch, entspringen; nicht selten auch in gemeinsamem Stamm, — wobei sein Verlauf gewöhnlich demjenigen des vorderen Astes zunächst entspricht, und der hintere mit seinem Anfangsstück bis ganz in die Nähe von dessen Endverzweigung hinunterrücken kann. Dies scheint das überwiegende Verhalten beim ♂; und hier bildet der Vorderast, ungleich dicker wie im ♀ Geschlecht, den Nerv für den nur dem ♂ zukommenden Fühler, der hier (im Gegensatz zu *Carinaria*) unter Auge und Präorbitalorgan angebracht ist. Oft liegt dann die Spaltungsstelle in Frontalis- und Subocularisanteil sehr nahe dem Ursprung am Cerebrum. Doch auch beim ♀ kommt Ähnliches vor; während dieses allerdings viel häufiger dem Typus der Fig. 1 folgt. Indessen konnte infolge der Untersuchungsschwierigkeiten nicht bei so vielen Tieren völlige Klarheit und Identifizierung der Äste erreicht werden, daß präzisere Statistik sich lohnte. Und auch über den gleichen oder ungleichen Bau der Körperseiten möchte ich aus demselben Grunde für diesen Nerv keine Regel angeben.

Ebenfalls deutlich, jedoch geringer, ist die Veränderlichkeit im Gebiet des Jugularis und der „ventralen Längsanastomose" entfaltet. Ist doch auch noch mehr wie schließlich selbst beim Subocularis alles Wesentliche der *Pterotrachea* gleich. Immerhin sitzt von den Jugularisästen der mittlere (Fig. 2 jug. l.) ständig am hinteren Schenkel der ersten Gabelung, bleibt also bei *Firol.* mit dem posterior länger verbunden, und zwar ohne jede Ausnahme, während er sich bei *Pter.* ebenso ausnahmslos als mit dem anterior gemeinsamer Stamm von dem posterior abtrennt. Seine Entfernung von der Gabelungsstelle und seine Stärke sind es, die hier Schwankungen zeigen, entschieden mehr, doch nicht gerade viel mehr, als bei *Pter.*;

auch rückt der 1. Ast des posterior zuweilen an ihm selbst entlang aus seiner gewöhnlichen Lage bei *Pter.*, nämlich kaudal vom Ansatz der „ventralen Anastomose“ (vgl. in: Zool. Anz., Vol. 45, Fig. 2), bis an diese heran, oder gar mehr oder minder weit darüber orad hinaus, bis in die Nähe des Lateralis also.

Auch hier ist er es, der von den Pedalfasern jener Anastomose einen Teil der hinteren Kehlgegend zuzuleiten hat: daß bei *Firol.* manchmal (Fig. 2) die Anastomose beträchtlich dicker wie der sie (topographisch genommen) orad fortsetzende Teil des Jugul. post. ist, läßt keinen Zweifel übrig — denn in den schwanzwärts weiterlaufenden Posteriorabschnitt biegen sie nicht ein; er erhält auch wie bei *Pter.* entsprechende Fasern vom 1. Pedalnerven in den er kontinuierlich übergeht [s. u. und *Pter.*]. Die Versorgung der vorderen Kehle hiermit gestaltet sich dagegen anders — und zwar einfacher — wie bei *Pterotrachea.*

Zwei Wege gehen dort diese aus dem hinteren Abschnitt der ventralen Anastomose stammenden Fasern. Von dem Anfangsstück des Jugularis anterior, da wo ihn der Lateralis verläßt, zweigt ein dünner Faden ab, und zieht, in seiner Mitte durch einen haltenden Muskelfaden zu dorsal zeigendem Winkel geknickt (vgl. Zool. Anz. 45, Fig. 2, v. anast.) nach dem Basalteil des 1. Astes am Cerebrobuccalconnectiv hin. Das Ende hingegen desselben Jugul. ant. gibt ganz nahe jener Stelle, wo er sich an die Muskelhaut anheftet, einen noch dünneren Zweig zum Ventralast des 2. Seitennervs am Cerebrobuccalconnectiv ab, den er meist dicht vor seinem Hautansatzpunkt, oder auch indirekt, mittels eines hinteren Seitenzweigs daran, erreicht. Von beiden Verbindungen hat *Firol.* immer nur die letztgenannte, mehr laterale. Denn der 1. Seitenast des Cerebrobuccalconnectivs ist bei der körperlich kleineren Gattung in Wegfall gekommen. Mindestens hat diese Deutung hohe Wahrscheinlichkeit: wiederholt doch der 1. Seitenast bei *Firol.* die wesentlichen Züge des charakteristischen Verzweigungsbildes des zweiten von *Pter.* stets (Fig. 2), und steht hierin im Gegensatz zu deren erstem (vgl. in: Zool. Anz., Vol. 45, Fig. 2: längsverlaufend, mit Ästchen in weitem Abstand); und dieselbe Ähnlichkeit in allem Wesentlichen finden wir zwischen Ansatzpunkten, Länge und Gestalt der lateralen Anastomose von *Pter.* und der einzigen von *Firol.* ausgeprägt. Nur ist diese letzte, begreiflicher- und bezeichnenderweise, vor allem stets relativ viel dicker wie bei jener Gattung.

Aber hierin, wie in vielem, zeigt sich andererseits eine gegen-

über *Pter.* beträchtlich erhöhte Variabilität. Schon die Reihenfolge der typischen Ästchen am 1. Cerebrobucc.-Ast wechselt. Allerdings nicht ganz regellos: ein hoher Prozentsatz der hierauf untersuchbaren Tiere, und zwar aus allen Meeren, führt uns das „Kreuz" der Fig. 2 vor Augen, indem mindestens das Dorsal- und das Ventralästchen vom gleichen Punkt ausstrahlen (*Pter.* zeigte es mir nie!). An jeden dieser Äste nun weiter, außer den dorsalen, und zwar in Haut- oder Stammnähe, resp. an hintere Zweige, kann die Anastomose ansetzen; am häufigsten wohl an verschiedene Stellen des Stammes; oder schließlich gar an das Cerebrobuccalconnectiv selbst, an oder hinter dem Ursprungsort dieses 1. Seitenstammes. Ebenso rückt sie an allen Punkten des Jug. ant. mit ihrem Anfangsteil herum — nur nicht dorsad bis zu der Stelle, an der bei *Pter.* gewöhnlich die mediale (obere) Anastomose abzweigt. Doch auch an diese erinnerte sie manchmal, wie sie denn ja deren Fasern bei unseren Tieren mitbekommen muß: vier Individuen fanden sich, mit der „winkligen Knickung" der *Pter.* am hinteren Anfangsstück ausgerüstet, ohne daß eine Verkürzung oder Richtungsänderung des vorderen Teils damit verbunden wäre. Zwar bewirkt ein Muskelfaden diese Knickung — und er findet sich wohl überall, mindestens wo die Anastomose nicht zu weit von der Basis des Jug. ant. absitzt. Doch, hätten wir nur einen Wechsel im Kontraktionszustand vor Augen, so wäre es kaum begreiflich, daß alle *Pter.* mir stets, lebend oder tot, den geknickten Zustand und gespannten Nerv zeigten, während ihre laterale Anastomose geschlängelt und ungeknickt verläuft, wie die einzige der *Firol.* bei fast allen Individuen. Es möchte daher doch bestimmt ein anatomischer Unterschied zwischen diesen und den Ausnahmeexemplaren vorliegen. Zwei von den letzten gehörten außerdem zu den fünf von daraufhin geprüften 112, die im Gebiet der Pedovisceralverbindungen in abnormem Grade dem Verhalten der *Pter.* genähert waren; und gerade diese zwei hatten die ungewöhnliche Gestalt der Anastomose auf beiden, eines der anderen Exemplare nur auf einer Körperseite! Es ist kaum möglich, darin einen Zufall zu sehen. Und nicht minder bemerkenswert (s. u.) die Zugehörigkeit von dreien dieser Tiere zu einem Fang!

Als sehr wichtig für die Erkennung der Variabilitätsgesetzlichkeiten erwies sich überhaupt das Studium der eben berührten Symmetrieverhältnisse. Ein sehr beträchtlicher Teil der Fälle zeigt nämlich rechts und links absolut dasselbe Bild. Sehr viele andere haben allenfalls an einem Punkt eine Abweichung.

Es besteht aber für die einzelnen Teile eine Abstufung in der Neigung zur Asymmetrie. So mögen die Fälle von verschiedener Anbringung des 1. Astes am Jug. post. 20—30% immerhin betragen, wesentliche Schwankungen zwischen rechts und links in den Ansatzpunkten der vorderen Anastomose dagegen nur in sehr wenigen Prozenten vorkommen. Setzt sie z. B. einseitig an das Cerebrobuccalconnectiv selbst an, so mit der anderen Seite mindestens in dessen größter Nähe an den Hauptseitenast. Geradezu verblüffend ist es, bei genauerer Bestimmbarkeit der Fixationsstelle, wenn sie z. B. in dem Abgangspunkt des Nerven vom Connectiv gegeben ist, was mir nur an 2 Exemplaren begegnete, daß man sie in der anderen Körperhälfte genau am entsprechenden Ort findet. Für manche Details ist sogar vollkommene Gleichheit durchgängige Regel: das „Kreuz" ist in wohl 80—90% seines Vorkommens beidseitig entwickelt — läßt man Fälle gelten, bei denen die Äste nicht absolut vom gleichen Punkte ausstrahlen, so erhöht sich der Prozentsatz noch.

Mindestens eine Tendenz zu bestimmten Bildungen ist also jedem Individuum als Ganzem auch hierin eigen. Sehr schön sieht man dies besonders auch an der Endverästelung der Cerebrobuccalconnective. Einen dorsalen, einen mittleren und einen ventralen Labialis schickt ein jedes in die Lippengegend, ehe es sich zum Vorderende seines Buccalganglions begibt (Reupsch's[1]) Leugnung dieses direkten Ansatzes am Ganglion ist auch für *Pterotrachea*, wofür sie gemacht ist, unberechtigt). Die Reihenfolge des Abgangs dieser Äste wechselt sehr bei beiden Gattungen. Stets aber ist es entweder der dorsale oder der ventrale (nie der mittlere), der sich zuerst abspaltet. Es geschieht dies auf der Höhe des Pharynx erst, oder mehr minder weit hinter ihm; in diesem Punkt verhalten sich die Körperseiten verschieden, wenn auch nicht dermaßen, daß nicht, z. B. bei weit caudad verlegter Ursprungsstätte, etwa rechts, diese auch links meist doch wenigstens hinter dem Pharynx läge. Jedoch das ist individuell bestimmt, welcher Labialisast, der dorsale oder der ventrale, sich zuerst loslöst — von symmetrischem Verhalten hierin habe ich unter ca. 75 Tieren nur eine Ausnahme, und zwar an mehrfach atypischem Exemplar entdecken können. —

Sind an dieser Stelle *Pter.* und *Firol.* im ganzen gleichzusetzen,

1) E. Reupsch, Beiträge zur Anatomie u. Histologie der Heteropoden, 1911, Ztschr. wiss. Zool., Vol. 102.

so bietet die Cerebropedalverbindung wieder eine charakteristische Abweichung dar, — die nun aber, das ist überaus bezeichnend, keinerlei Schwankungen erkennen läßt. Wir vermissen das über den vereinigten Cerebro- und Pleuropedalconnectiven abgehende Pleurovisceralconnectiv der *Pterotrachea*. Auf Schnitten zeigt es sich jedoch, daß beiderlei Connective im Ganglion unterschieden werden können, und darin getrennt verlaufen, sich aber an der Wurzel des einheitlichen Connectivs schon verbinden, während sie ja bei *Pter.* erst hinter dem Hirn zusammentreten. Und anstatt einer äußerlichen An- oder Ineinanderlagerung wie dort, erfolgt bei unserer Gattung völlige Verschmelzung; — die erst da gelöst wird, wo das Connectiv das Pedalganglion erreicht.

Diese Pedalganglien lassen zwar, wie es Leuckart u. a. beschrieben haben, die stark hervortretende Gliederung in jederseits vier deutliche Abteilungen, die *Pter.* zeigt, vermissen; eine leichte Quereinbuchtung, besonders ventral, deutet aber doch wenigstens die gemeinsame Grenze der dort schon zusammengefaßten Paare, des dorsooralen und ventrocaudalen an (Fig. 3); und die Nerven sind genau ebenso auf sie verteilt. Alle Ursprünge sind hier auch getrennt vorhanden, und ihre Verzweigung bietet eine getreue Kopie der *Pterotrachea*, fast bei allen. Das gilt für die 3 dorsalen (vgl. auch im Zool. Anz. Vol. 45, Fig. 7), die Tergales anter. und poster. und den Dorsolateralis, und gleichfalls für die Pedovisceralanastomose (Zygose) (die hier nur oft beiderseits eine kleine Strecke mit dem Terg. post. verschmolzen ist, statt nur linksseitig wie meist bei *Pter.*): also an der ganzen vorderen Abteilung; und ebenso an der hinteren für die beiden Pectorales (ant. und post.), den Hauptpedalnerven (Ped. med.), und endlich den lateralen Pedalis.[1]) Genau übereinstimmend gehen die beidseitigen Pedales med., miteinander verklebt, beide links von der Pedalarterie vorbei in die Flosse, und der rechte Lateralis nur flankiert das Gefäß rechts, während der linke sich mehr oder minder weit mit dem Hauptnervenpaar verschmolzen zeigt. Die Identität der Verzweigung dieser vier mit der anderen Gattung, die Art der geringfügigen individuellen Schwankung inbegriffen, ist vollkommen. Nur die Anbringung einer peripheren Stammanastomose zwischen med. und lat. variiert vielleicht etwas mehr. Dagegen tritt eine oft äußerlich unsymmetrische, d. h. im Abstand

1) Die vorderen und hinteren Pectorales sowie der Pedalis lat. werden von Tesch nicht erwähnt.

vom Ganglion wechselnde zwischen Dorsolateralis (dem Penisnerv der *Carinaria*) und Suspensorius (zum Penis bei *Pter.*) im gleichen Verhältnis auf. Und die vorderen Tergales und Pectorales stehen mit Nuchales resp. Jugulares post. (am Gehirn) stets in völliger Kontinuität, genau wie dort.

Unterschiede finden sich an den beiden Nerven des oberen (metapodialen) Teils der ventrocaudalen Ganglienabteilung. Für den Suspensorius (zu den Aufhängemuskeln der Flosse) lassen sich die anatomischen Zusammenhänge aufweisen. Der Penis nämlich, bei *Pterotrachea*, deren Mantelregion *Carinaria* gegenüber so weit nach hinten verlegt erscheint, halbwegs zwischen diesen beiden Stellungen stecken geblieben, ist bei *Firol.* wieder an den Pallealkomplex heran- und nachgezogen, und sein Nerv wird über eines der Visceralganglien geleitet, wie wir sehen werden. Der lange dünne Ast des Suspensorius, der bei *Pter.* rechts in seinem hier verdickten Vorderteil den Penisnerv mit sich führt, und nach dessen Abspaltung selbst dann bis zum Nucleus hinstreicht (vgl. Zool. Anz. 45, Fig. 7), konform in diesem letzten Punkt mit dem Verhalten eines entsprechenden, natürlich also dorsad gerichteten Astes der *Carinaria*, ist *Firol.* völlig verloren gegangen. Und die Verkürzung des ersten Suspensormuskels der Flosse hat zur Verlängerung seines Nervs, hier des 1. Seitenastes am Suspensorius, und Verschmelzung des Anfangsstückes mit dem dicht folgenden (*Pter.*), gleichfalls sehr dünnen zum 2. Muskel geführt, während der erste Seitenast der *Pter.* hier die Nummer 2 erhalten muß. — Wieder tritt uns da nun Variabilität entgegen. Eine periphere Anastomose mit dem Pectoralis post. (s. Fig. 3 an[1]) zeigt sich oder fehlt; die Endgebiete von Ast 2 und 3 schwanken, wenn auch nicht sehr; stärker schon die Abgangsstelle dieses Ast 2, vor oder hinter dem 2. Suspensormuskel; und vor allem liegt der Stamm individuell wechselnd bald außerhalb dieses Muskels, bald ihm innen angeklebt — letzteres, für *Pter.* Regel, ist hier das seltenere Verhalten. Schon dieser Wechsel lenkt aber unseren Blick auf die Zeit der embryonalen Entstehung, als Erklärungsgrund für diese und ähnliche Verhältnisse, da offenbar nur Sukzessivität des Hineinverlagerns resp. -wachsens von Nerv und Muskel vom Orte der ersten Entwicklung her in die Körperhöhle derartige individuelle Unterschiede möglich machen kann.

Am Metapodialis beruht die Abweichung auf Verschmelzung. Beide vereinigen sich dicht hinter dem Ganglion miteinander, und weiter hinten mit dem einheitlichen aus sämtlichen Pedovisceral-

verbindungen zusammentretenden Stamm. Soweit ist dies ja seit Spengel [1]) bekannt. Das Aufsteigen zu jenem auf der Aorta liegenden Pedovisceralstrang erfolgt ziemlich plötzlich, gleich nach dem Durchgang zwischen dem 2. Suspensormuskelpaar, und stets auf der rechten Seite des Gefäßes — ebenso ständig, wie die Pedales med. beide links von der Fußarterie vorbeigehen. Viel weiter hinten lösen sich in sehr verschiedener Weise, wie sich zeigen wird, die verbundenen Metapodiales von dem übrigen Stamme wieder ab, und trennen sich dicht vor Eintritt in die Schwanzflosse. Nicht nur hier hinten aber drückt ihre hohe Variabilität sich aus, sondern auch vorn schon, im Verhalten der Seitenäste. Zwei Paare davon hat Pter. hier. Das ist sehr selten für *Firoloida*. Zwischen 1 und 3 Nervenursprüngen insgesamt schwankt sie gewöhnlich; meist sind auch darunter etwa vorhandene symmetrische hintereinander inseriert und immer zunächst direkt nach unten gerichtet, um dann erst auszubiegen. Oft finden sich aber die Anfangsstücke paarweise verschmolzen; und ein oder zwei solcher unpaarer Stämme mögen das häufigste sein. Oder ein solcher steht gar zwischen den beiden eines Paares. Alle aber müssen zuerst den Weg abwärts durchmessen, um den der Stamm zum Treffpunkt mit dem Pedovisceralstrang hinauf steigt: während dies beim Embryo geschieht, haben sich eben ihre peripheren Stücke offenbar noch nicht von der Haut abgelöst, und ihr Anfangsteil muß mit auswachsen.

Das Verhalten der bis jetzt nicht gesehenen Pleurovisceralconnective unterscheidet sich hier nicht wesentlich von dem bei Pter. von mir aufgefundenen. Nur sind sie nicht auf der Oberfläche der Pedalganglien nachzuweisen, sondern lagen in deren Randschicht eingebettet, doch bei den (wenigen) zu dieser Untersuchung genügenden Exemplaren deutlich isoliert erkennbar. Wie bei jener Gattung gibt es aber Individuen mit im Abstand frei über das Ganglion hinziehenden Connectiven (z. B. Fig. 3). Zwei andere zeigten das dickere rechte wenigstens vor dem Ganglion, bis zu dessen Rücken hin, von dem cerebropedalen Connectiv abgehoben. Und auch hier kann es kaum Zufall sein, wenn diese beiden, zusammen mit einem der 3 Exemplare vom vorgenannten Typus, einem und demselben (pazifischen) Fang angehörten (die beiden übrigbleibenden aber waren atlantisch!)

Bei solchen Individuen verschmilzt das freie rechte Connectiv

1) J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus, 1881, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 35.

erst hinter dem Ganglion (und evtl. der Loslösung des Terg. post.) mit der „Pedovisceralanastomose"; meist geschieht dies schon an ihrer Austrittsstelle aus dem Ganglion. Grenzen lassen sich dann im Querschnitt nicht auffinden. Dasselbe gilt weiter auch für die kurz dahinter, über dem 2. Aufhängemuskel und auf der von beiden Seiten vorher umfaßten Aorta gelegene Vereinigung beider Pedo-pleurovisceralstämme miteinander — alle solche von *Pter.* angebahnten Verschmelzungen sind hier vollendet —; es gilt aber auch für den Zutritt des Metapodialispaares.

Der so geschaffene einheitliche Stamm spaltet nun nach Angabe Leuckart's und der späteren Autoren nahe vor dem Nucleus zunächst den „Schwanznerv" (Metapod.) ab, und der Rest gabelt sich und schickt je einen dieser Äste zu einem der beiden Intestinalganglien (Fig. 4). Wäre das richtig, so bestünde keine Vergleichungsmöglichkeit. Denn die beiden „sekundären Pedovisceralanastomosen" der *Pterotrachea*, die sich ja von den Pleurovisceralconnectiven bald wieder trennen, fassen dann aufsteigend den Darm zwischen sich (s. Fig. 6) und gehen so direkt zu dem Ganglion der betreffenden Seite. Da diese Ganglien dazu über dem Darm durch die Visceralkommissur verbunden sind, also eine Schlinge um ihn gebildet wird, könnte daraus der oben beschriebene Zustand von *Firol.* auf keine Weise abgeleitet werden. Passierten doch deren gesamte Verbindungsstränge zwischen pedalen und intestinalen Ganglien rechts am Darm vorbei! — Spengel hat denn auch in ihnen nur die Pleurovisceralconnective vermutet. Tesch dagegen hält sie für Pedovisceralanastomosen, mit Hinzufügung des rechten Pleurovisceralconnectivs zu der linken von ihnen, — obwohl er ihrer beider Lage zum Darm erwähnt! Das Verhältnis zur Aorta wurde dabei gar nicht beachtet, — während uns die Vergleichungsabsicht darauf hinlenkt: da ja das linke Pleurovisceralconnectiv der *Pter.* auf seinem Weg zum Subintestinalganglion von links nach rechts unter der Aorta durchzieht, das rechte sie, und zugleich das linke, allmählich überkreuzt, die Pedovisceralanastomosen dagegen, indem sie sie zwischen sich fassen, so zu ihren beiden Seiten bleiben!

Die Schwierigkeit löst sich dadurch, daß tatsächlich die Verbindung sich anders, und zwar stets komplizierter darstellt. Dabei ist sie aber außerordentlich variabel. Es mag uns jedoch der am häufigsten gefundene Typus zunächst in das Verständnis einführen.

Die Spaltungsstelle des gemeinsamen Stammes liegt bei allen, das sei vorausgeschickt, da, wo die vom Herzen schräg herabziehende und den Darm auf seiner Rechten kreuzende vordere Aorta in das

Niveau einbiegt, das sie in der mittleren Körperregion bis zu den Pedalganglien dann einhält. Hier gabelt sich der auf der rechten oberen Fläche des Gefäßes fast von jenen Ganglien an bis hierher angeheftete Nervenstamm, und seine Spaltäste umfassen dann jene Stelle der Aorta, der untere, in die Schwanznerven (met) fortgesetzte, von rechts, der andere, sie dabei überkreuzend, von links (Fig. 7).

Dann aber nähern sich bei dem ersten, häufigsten Typus beide nochmals einander, und der letztgenannte erhält von dem ersten eine dünne (im männlichen Geschlecht dickere) Abzweigung zugesellt, die mit ihm völlig verschmilzt (Fig. 7). Die danach erfolgende Spaltung des so gebildeten Strangs schickt einen unteren Ast, stets dicker wie jene „Abzweigung" zum, hier tiefer wie bei *Pter.*, neben dem Darm gelegenen, aber wie dort dicht an den Nucleus gerückten Subintestinalganglion; den anderen aufwärts zwischen Darm und Aorta durch zum supraintestinalen Zentrum, das hier auf die linke Seite des Ventrikels verlagert ist. Irgendwo zwischen der ersten Stammspaltung aber und dem Ansatzpunkt der Abzweigung entspringt ein ihr an Stärke ungefähr gleicher Nerv von dem links die Aorta umgreifenden Spaltast, und läuft, links von Aorta und Darm aufsteigend, ebenfalls zum Supraintestinalganglion.

Daß dieser der vermißten linken Pedovisceralanastomose entspricht, ist wohl ohne weiteres klar. Denn er bleibt in seinem Verlauf durchaus links von Darm und Aorta: wenn er auch zeitweilig auf die rechte Seite der letzteren während der Verschmelzung mit den anderen Nerven heruntersinkt, überkreuzt er sie ja dann wieder, wie oben *implicite* beschrieben! Der Kernpunkt des Problems ist vielmehr die Deutung der „Abzweigung". Sie aber muß die rechte Pedovisceralanastomose darstellen! Dafür spricht zunächst ihre Gleichheit im Durchmesser mit der linken, weiter ihr Dickenwechsel je nach Geschlecht: denn das Subintestinalganglion innerviert den Penis und nur durch eine Pedovisceralanastomose können die Pedalfasern für diesen zu ihm kommen (— die Pleurovisceralconnective gehen ja vom Pedalganglion nicht aus). Daraus folgt jedoch ferner an sich schon zwingend, daß die Fasern der Abzweigung gerade zum Subintestinalganglion gelangen, was für die vermutete Deutungsart ja aber Voraussetzung wäre. Doch auch schon deshalb allein, weil nur so die gesuchte Pedovisceralanastomose rechts von Aorta (wie Darm) bleiben kann, muß man den Schluß ziehen, den also alles unterstützt, daß sie es ist, die bei der vordersten Spaltung mit den Metapodialnerven zunächst vereint bleibt und dann diesen Weg nimmt. Und

umgekehrt ist eben infolge dieser Lageverhältnisse keine andere Auffassung der Abzweigung überhaupt möglich! Eine rechte Pedovisceralanastomose besteht somit in voller Ausdehnung und unverkümmert bei *Firol.*, ebenso wie die linke.

Das Übrige wäre damit geklärt. Auch *Pter.* zeigt die beiden Pleurovisceralconnective bis dicht vor den Ganglion verbunden, auch bei ihr sinken sie links neben die Aorta und kreuzen sich dort; und das linke verschmilzt alsbald, schon vor dem Subintestinalganglion, mit der rechten Pedovisceralanastomose. Der einzige Unterschied wäre also hier, daß diese Verschmelzung schon eintritt, ehe die Pleurovisceralconnective getrennt sind. Und deshalb kann man die Kreuzung als solche nicht sehen. Doch erfolgt sie auch bei *Pter.* nur durch Drehung der verklebten, nebeneinander und auf der Aorta ruhenden Stämme um ihre Längsachse um 180°, beim Heruntersinken zur Linken des Gefäßes; und da dieses Hinabgleiten auch hier erfolgt, wird der sonstigen vollkommenen Homologie gegenüber die Existenz der Kreuzung nicht von der Hand gewiesen werden können. Jedenfalls bleibt tatsächlich das rechte Connectiv ganz auf der linken Seite der Aorta dabei, die es wie bei *Pter.* sonach im ganzen Verlauf vom Pedalganglion zu dem supraintestinalen einmal überkreuzt hat — das linke dagegen unterkreuzt sie von links nach rechts. Alles in Übereinstimmung mit *Pterotrachea.*

So zwingt uns demnach die Analyse zur Annahme einer phyletischen Herleitung der Verhältnisse von denen der verwandten Gattung. Und bei solcher Umwandlung wäre Verschmelzung überall da, und soweit hin, eingetreten, als Berührung möglich war: wo sie nicht durch Dazwischenlagerung von anderen Organen verhindert wurde.

Wollte jedoch jemand an der gewonnenen Deutung noch zweifeln, so bedarf es zur Sicherung der Homologien keiner vergleichend-embryologischen Untersuchung. Die Natur hat in der Gesamtheit der Variationen das vortrefflichste Beweismaterial bereitgestellt. Vor allem fanden sich da einige Tiere mit stärkerem Anklang an das Verhalten der *Pterotrachea*, allerdings unter den 112 zum Studium genügenden nur 3—4 Exemplare, von denen eins, ein pazifisches, das auch in beidseitiger „winkliger Knickung" der ventralen Kopfanastomose an *Pter.* erinnerte, unsere Deutung, wie Fig. 8 zeigt, wohl allein schon genügend bekräftigt. Denn indem die rechte Pedovisceralanastomose mit den Pleurovisceralconnectiven zusammen von den Metapodiales abgetrennt wird, und nach ihrer Loslösung auch von jenen diese letzten nur noch flüchtig berührt, größtenteils aber

frei verläuft, ist der Übertritt des linken Pleurovisceralconnetivs zu ihr hier deutlich zu sehen; und auch das Stärkeverhältnis aller Stämme kann geprüft werden und stimmt mit dem bei *Pter.* überein. Von dieser unterscheidet sich unser Tier eigentlich nur noch durch die weitergehende, und beiderseits dazu verschieden lange Verbindung der Pedovisceralanastomosen mit den Pleurovisceralconnectiven — abgesehen natürlich von der Verschmelzung mit den Metapodiales.

Auch diese kann hinwegfallen. Zwei andere der aberranten Tiere aus Mittelmeer und Stillem Ozean, hatten frühzeitige Ablösung vom Metapodialispaar ohne erneute Vereinigung; ein einziges (pazifisches) sogar an keiner Stelle auch nur eine Annäherung, geschweige eine Verschmelzung, des Komplexes der übrigen mit diesen Schwanznerven. — Indessen wurde dadurch der Verbindungsmodus der anderen untereinander — gegenüber dem oben als häufigsten Fall geschilderten Verhalten — nicht gestört; und somit kaum durchsichtiger wie dort.

Dagegen gibt vor allem der dritthäufigste Typus eine erfreuliche Ergänzung, indem er zeigt, daß jenes freie Übertreten des linken Pleurovisceralconnectivs bei dem aberrant pterotrachea-ähnlichen Individuum,und sonach die Existenz dieses Connectivs, keineswegs etwa eine atavistische Ausnahme war. Denn hier zieht, an derselben Stelle, die beim erstgeschilderten Typus (Fig. 7) die rechte Pedovisceralanastomose zu den Pleurovisceralconnectiven zurückschickt, ein dünnerer Nerv den umgekehrten Weg, von jenen zum Metapodialstamm herüber (Fig. 12). Erst in der Nähe des subintestinalen Zentrums begibt sich dann von diesem Stamm ein Zweig direkt zum Ganglion. Nicht selten ist er mit einem Hautast besetzt, wie dieses gemeinsame Endstück der rechten Pedovisceralanastomose und des linken Pleurovisceralconnectivs bei *Pter.* in der Regel. — Aus deren Nervenanordnung läßt sich nun auch dieser Typus herleiten: durch partielle Verschmelzungen und v e r f r ü h t e L o s l ö s u n g! Liegt doch die Abspaltung des linken Pleurovisceralconnectivs hier viel weiter orad wie jemals dort! Aber der Notwendigkeit, von links nach rechts die Aorta auf ihrer Unterseite zu kreuzen, ist auch hier Genüge getan; und frühere Loslösung bedeutet schließlich auch diesmal frühere Verschmelzung: mit der rechten Pedovisceralanastomose nämlich — abzusehen ganz von der gleichzeitigen zweiten mit den Metapodiales. — Die linke Pedovisceralanastomose hat auch bei diesem, wie endlich ebenso dem folgenden Typ, wechselnde Abgangsstellen; aber gleichwohl geht sie überall den nach *Pter.* zu erwartenden geschilderten Weg.

Im übrigen entfernt sich die am zweithäufigsten ausgebildete

Erscheinungsform nun schließlich noch weiter vom Ausgangspunkt wie alle anderen, und zeigt offenbar das Ziel, dem die Gattung zustrebt: denn weiter wird die Verschmelzung durchschnittlich kaum gehen können (Fig. 14). Alle Stämme vereinigen sich wieder, nachdem die Aorta durch kurze Spaltung umfaßt ist, und erst unter den beiden Ganglien trennt sich zuvörderst — wenn man von der linken Pedovisceralanastomose absieht — das rechte Pleurovisceralconnectiv und dann der gemeinsame Stamm des linken Pleurovisceralconnectivs und der rechten Pedovisceralanastomose ab, und begeben sich zu ihren Zentren. So undurchsichtig dadurch die inneren Beziehungen und Umschaltungen werden, so zweifellos ist nach dem früher Geschilderten doch die Richtigkeit dieser Deutung.

Besonders gesichert aber werden diese alle durch den auch an sich im höchsten Maße wichtigen weiteren Umstand, daß nicht etwa in diese wenigen, scharf gesonderten Typen die Tiere auseinanderfallen; sondern alle denkbaren Möglichkeiten, die sich mittels verschieden gerichteter und ausgedehnter Verschmelzungen aus dem Zustand der *Pter.* ideell herleiten lassen, sind an ihnen Wirklichkeit geworden. Schon eine Übersicht über kaum 120 Tiere läßt das behaupten. Einige Sonderfälle kann man noch in den Fig. 9—15 ersehen. Man erkennt insbesondere, daß auch die Loslösungsstelle der linken Pedovisceralanastomose sehr weitgehend verschoben wird. Nur die Lagebeziehungen zu Darm und Aorta werden absolut und überall respektiert. Allzuweit fortgeschrittene Verschmelzung in einer Richtung zwingt darum Umwege auf: wofür schließlich (in Fig. 15) ein extremes Beispiel im Verhalten der auf die linke Seite der Aorta eine Strecke weit verirrten rechten Pedovisceralanastomose gegeben sei. Welche entwicklungsmechanischen Kräfte es sind, die sie den richtigen Weg wiederzufinden lehren — das ist auch eines der vielen Probleme, vor die uns diese Tatsachen stellen.

Versuchen wir jedoch zunächst der Frage nach der prozentualen und geographischen Verteilung dieser Variationen näher zu treten, so begünstigt uns gegenüber der Sorge, so geringe Individuenziffern möchten bei so großer Menge der vorhandenen Sonderfälle keine genügende Antwort erlauben, die schon angedeutete weitere Beobachtung, daß nur eine kleinere Anzahl von Typen darunter häufiger wiederkehren; und wenn sie auch selbst variabel sind, so lassen sie sich immerhin begrifflich hinreichend gegeneinander abgrenzen. So aber wird dann das Verhältnis von Typen- zu Individuenzahl günstig genug für unseren Zweck.

Sechs solcher Typen, der erste und letzte mit 2 Unterfällen,

haben wir zu scheiden. Die Fig. 7 und 9—14 stellen sie zusammen. Man erkennt, daß sie im allgemeinen nach steigender zweiter Verbindung der zu den Visceralganglien führenden Stämme mit dem (den) Metapodialnerven geordnet sind; als unterem Einteilungsgrund zum Teil nach dem Verschmelzungsgrad der linken Pedovisceralanastomose mit den anderen. In 3 Gruppen zusammengefaßt kann man sie am bequemsten beschreiben; ganz parallel zu den 3 Maxima von Häufigkeit, die wie wir sehen werden, sich in der Natur vorfinden. Die erste, Typus I (Fig. 7), Ia und II (Fig. 9 und 10), umfaßt alle, deren Pleurovisceralconnective keine 2. Vereinigung mit jenen Schwanznerven eingehen; die zweite, Typ IV und V (Fig. 12 und 13), zeigt das linke, die dritte, Typ VI (Fig. 14) und VIa, beide Pleurovisceralconnective zum 2. Mal damit verwachsen — Typ III (Fig. 11) vermittelt zwischen den beiden ersten Hauptgruppen. — Im besonderen charakterisiert sich Typus I dadurch, daß seine rechte Pedovisceralanastomose mit den Metapodiales lange vereint bleibt, und dann zum 2. Male mit beiden Pleurovisceralconnectiven verschmilzt. Der Typ Ia unterscheidet sich nur durch frühe Abtrennung von den Schwanznerven und Neuverbindung damit, bevor der Übertritt zu den Pleurovisceralconnectiven erfolgt. Der Typus II, in diesen Punkten I gleich, läßt die linke Pedovisceralanastomose eine 2. Vereinigung mit den Metapodiales suchen — es kann dies, wie in Fig. 10, in Wechselübertritt, an gleicher Stelle mit der rechten Pedovisceralanastomose geschehen, meist jedoch in getrennten Strängen. Beim Typus III begegnen sich die rechte Pedovisceralanastomose und das linke Pleurovisceralconnectiv frei zwischen Metapodialnerven und rechtem Pleurovisceralconnectiv, um sich zu verbinden: in dem Verhalten der beiden zu den Metapodiales schließt sich der Fall an sämtliche vorhergehenden an, in der fehlenden 2. Verschmelzung zwischen der rechten Pedovisceralanastomose und dem rechten Connectiv dagegen an die folgenden (die linke Pedovisceralanastomose ähnelt ebenso I wie IV). Darüber hinaus bietet Typ IV eine 2. Verschmelzung des linken Pleurovisceralconnectivs mit Metapodiales und rechter Pedovisceralanastomose dar, und frühe Spaltung des Pleurovisceralstammes. Wenn aber außerdem noch die linke Pedovisceralanastomose sich mehr oder minder weit dem gemeinsamen Dreifachstamm anschließt, so nennen wir solche Fälle Typus V. Beim VI. endlich verbindet sich auch das rechte Pleurovisceralconnectiv (meistens weithin) zum 2. Mal mit diesem einheitlichen anderen: dann spaltet sich also der dicke Nervenstrang, der auf der Aorta die Hälfte des Körpers durchzieht, nur zum Durchtritt des Gefäßes auf eine kurze Strecke. Je nachdem, ob hier schon

die linke Pedovisceralanastomose sich selbständig macht, oder auch in die 2. Verschmelzung eingeht, kann man einen Typus VI und VIa auseinanderhalten.

Bevor wir nun mit dieser Schablone die Fänge sichten, muß, als Abschluß des beschreibenden Teils, noch das Wesentlichste auch über die Intestinalganglien und -nerven mitgeteilt werden. Denn obwohl hier die stärksten Abweichungen von *Pter.* liegen, begegnet uns da gerade noch ein zwingender Beweis für die Abstammung von ihr ähnlichen Formen.

Es beruht dies auf der Verlagerung des Supraintestinalganglions. Wir fanden dieses dort unter der Wölbung der dorsalen Körperhautmuskelschicht, die Herz, Niere uud die anderen Teile des Pallealkomplexes von dem verjüngten Hinterende der Rumpfleibeshöhle trennt, indem sie sich ventral hinunterbiegt und so jenes Gewölbe bildet. Ähnlich ist das Ganglion insoweit auch bei *Firol.* angebracht — nicht über dieser Muskellage, wie Tesch meint. Aber statt auf der rechten vorderen Unterfläche des Ventrikels (das Pericard umkleidet ihn hier eng), liegt es bei *Firol.* auf seiner linken Seite und nahe seinem Hinterende, auch etwas mehr bauchwärts gerückt [1]) (vgl. Fig. 6 u. 8). Ist dies aus dem Zustand von *Pter.* entstanden, so nur durch Wanderung vor dem Herzen resp. der Aortenwurzel herum, da es andernfalls durch die daran befestigten Pedovisceral- und Pleurovisceralstämme gehindert worden wäre, oder aber diese zum Teil um das Herz hätte schlingen müssen. Bei der hier angenommenen Passage aber mußte es andrerseits die Verbindung nach dem rechten Intestinalganglion mit sich lang ausziehen. Dies nun ist wirklich geschehen: von dem subintestinalen, rechts an den Nucleus angelehnten Ganglion zieht die Visceralcommissur straff gespannt in der Tat um die Vorderfläche der Aortenwurzel herum, und sodann wieder rückwärts zum supraintestinalen Zentrum links vom Herzen (Fig. 8).

Ebenso deutlich legt einer der Nerven Zeugnis zugunsten der direkten Herleitung von *Pterotrachea* ab. Zwar die Gesamtübereinstimmung am Ganglion ist geringer wie an den anderen Zentren. 1—2 kleine Hautnerven zur linken Körperdecke schon konnten bei den Verwandten nicht unterschieden werden, oder entspringen dort am Kiemennerv, was übrigens einer davon auch hier manchmal zu tun scheint

1) Leuckart gibt in seinen figg. 10 und 11 die Lage der Visceralcommissur wohl ziemlich richtig an, zeichnet aber das Ganglion vor den Ventrikel. Tesch dagegen verlegt dieses an den ventralen Pol des Perikards. Von den Nerven haben beide Autoren nur den Riechnerv erwähnt.

— es ist aber ein zu unsicheres Unternehmen, hier Homologien statuieren zu wollen. Ganz neu ist ein kleiner, dorsal, rechts vom osphradialen abgehender Nerv, der alsbald über der Muskelwölbung ein Ganglion bildet, hier und da auch eine Kette von 3—4; und von da in ziemlich langen, dünnen Zweigen von wechselnder Zahl nach der Haut ausstrahlt. In allem einzelnen wieder hohe Variabilität also, wie ja fast stets nur bei Abweichungen von der Stammgattung.

Auch die beiden Hauptnerven erleiden Ähnliches, doch in geringerem Grade — wie sich denn der Riechnerv (osphrad.) nur durch Teilung in 2 parallele Hauptäste, wovon der laterale für den neu hinzugetretenen Seitenteil des hier komplizierteren Osphradiums bestimmt ist, unterscheidet; und lediglich durch Wechsel der Spaltungsstelle Labilität zum Ausdruck bringt. Es zieht aber der Nerv wie bei *Pter.* gerade aufwärts, weil er ja, bei der Wanderung seines unteren Fixationspunktes, in ganzer Länge um die Vorderfläche des Pericards herumgeschoben werden konnte, ohne daß ein Hindernis dem entgegengestanden hätte. Indem er jedoch infolgedessen hier nun auf der linken Seite des Herzens aufsteigt, ist er nunmehr mit dem mittleren Stück des Kiemennervs längs verschmolzen, der schon bei *Pter.* diesen Weg nahm. Es war aber dort dessen Anfangsteil hierdurch gezwungen einen Bogen unter dem Herz durch zu beschreiben: zuerst in querer Richtung über die ganze Breite des Pericards hinaus (Fig. 5 a), dann durch das Muskelgewölbe auf die linke Herzbeutelfläche, und hier erst dorsocaudal nach oben. Obwohl nun der Kiemennerv von *Firol.* unmittelbar unter dem Osphradicus am Ganglion wurzelt, beschreibt auch er diesen hier unnötigen Bogen (Fig. 5 b), und gelangt so erst mit seinem mittleren Teil an den Nachbarnerv heran.

Von diesem löst er sich übrigens bald über dem Ventrikel wieder los, da wo sein Vorgänger bei *Pter.* von der Bahn jenes Nerven ab- und über die Niere weg sich den Kiemen zubiegt. Wie dort gibt er Ästchen an die Nierendilatatoren vorher ab, und spaltet sich mit gangliöser Anschwellung links neben dem Dorsalende der Niere, um Kiemen und Hautgegend am Osphradium zu versorgen. Auch bevor er den Geruchsnerv erreicht, hat er übrigens schon ein kleines Ganglion gebildet, oft mit Hautästchen: alles dies bezeichnenderweise wechselnd in der Einzelanordnung.

Dasselbe zeigt dann schließlich das Subintestinalganglion. Auf der rechten Körperseite gelegen, vom Niveau der Vorhofsbasis aber auf das der Aortenwurzel herabgerückt, sendet es die Visceralcommissur ziemlich horizontal nach vorn; und diese ist nun ein

Stück weit mit den Fasern für Pericard und Aortenanfänge verbunden, die also, in einer wechselnden Zahl kleiner Nerven, von ihm — der erste wohl auch isoliert vom Ganglion — abgehen. Ich fand ihrer bis zu 5, wovon der letzte (vorderste) zur Aorta visceralis zieht; No. 2 und 4 sind oft wesentlich dicker wie die übrigen: Leuckart sah und beschrieb sie, als „kleinere Nerven zu Herz und Niere“ (Tesch erwähnt ihrer nicht). Beide Autoren dagegen nennen 2 Nerven, die in den Nucleus zu Geschlechtsorganen und Darm führen, im wesentlichen mit *Pter.* übereinstimmend angeordnet; und außerdem den dorsal gerichteten Hauptnerv von der Spitze des Ganglions, der nach Leuckart u. a. den Sphincter ani, nach Tesch aber die Niere versorgte. In Wahrheit spaltet er sich in deren halber Höhe wie bei *Pter.* in einen mit seinen Ästchen in die Vorhofsmuskeln dringenden und einen Nierenstamm, dessen lateraler Hauptast sich bis zum Nierenporus verfolgen läßt. Antagonistisch mit dem Kiemennerv (s. o.) muß er auch hier also u. a. die Pulsationen der Niere regeln.

Nur Leuckart hat einen der beiden Nerven kurz erwähnt, die dieses Ganglion zur Haut gehen läßt. Und zwar meint er wohl am ehesten den dickeren am ventralen Ende, da er dem Nierennerv an Stärke gleich sein soll. Weil aber dieser stärkere in Wirklichkeit stets mit dem vereinigten Pleurovisceralconnectiv und Pedovisceralanastomose zusammen entspringt, worüber Leuckart nichts mitteilt, mag es doch auch sein, daß er den einzigen rein lateral abgehenden gesehen hat, den ich mit Sicherheit bei allen Tieren nachweisen konnte. Dieser muß sonach die beiden schwachen lateralen und den Genitalhöckernerv der *Pter.*, die alle wie er die Arteria genitalis lateral kreuzen, insgesamt ersetzen (vgl. in: Zool. Anz., Vol. 45, Fig. 10 und Text). Denn der schon genannte ventrale kommt für solche Homologisierung wohl weniger in Frage, da sein mit den Connectiven verschmolzenes Anfangsstück, wie diese schon beim ♀ von *Pter.*, median an jener Genitalarterie vorbeizieht (vgl. Fig. 6 mit 8), um erst unter ihr hervor — beim ♀ — mit mehreren Zweigen zur Muskelhaut zu treten. Auch im männlichen Geschlecht lassen sich die gleichen Lagebeziehungen zwischen Nerv und Gefäß konstatieren; beide gehen jedoch hier zum Penis, dessen Wurzel dicht neben dem Ganglion angebracht ist, so daß der Nerv gleich nach seinem Abgang von diesem zum Penisganglion wieder anschwillt. Sonach mehr laterad gerichtet, fehlt ihm ein so langer mit dem Connectiv gemeinsamer Abschnitt, wie er das andere Geschlecht auszeichnet. Andrerseits ist er natürlich stärker als dort — wir sahen schon, daß dieses Mehr ihm durch die Pedovisceral-

anastomose indirekt zufließt. Es mag aber der auch beim ♀ an dieser Stelle sitzende immerhin dicke Nerv, der physiologisch den ventralen der lateralen von *Pter.* schließlich doch vertritt, zunächst im männlichen Geschlecht durch Verstärkung eines bei jener Gattung am Connectivendstück schon vorhandenen Hautasts entstanden, und sekundär aufs Weibchen übertragen sein. Und umgekehrt ist tatsächlich dessen Art. genitalis hier auch dem ♂ verliehen worden, zur Versorgung des verlagerten Begattungsglieds. Woraus dann, wie überall, ein Schwanken mancher Verhältnisse resultiert — es ist wohl überflüssig, dem hier nochmals genauer nachzugehen.

II. Verteilung und Erblichkeit der Varianten.

Wollen wir nun die Verbreitung der Varianten unter statistischen Gesichtspunkten betrachten, so nötigt uns sofort der erste Befund, und ebenso die Beschaffenheit des Materials, zu getrennter Behandlung zweier Fragenkomplexe.

Mehrere hundert Tiere standen zur Verfügung. Scheide ich aus, was aus Mangel an geeigneter Formerhaltung keinerlei Einblick gestattete, so bleibt neben den relativ wenigen, deren gesamte Eigentümlichkeiten erkennbar vor Augen lagen, eine ganz stattliche Anzahl, mit Deutlichkeit und Undurchsichtigkeit der Verhältnisse nebeneinander an den verschiedenen Körperregionen. Insbesondere konnte die Variabilität am Pedalganglion und am Kopfanastomosenbereich in viel weniger Fällen klargelegt werden, wie etwa an den Metapodius-Pleurovisceralconnectiv-Verschmelzungen; noch viel ungünstiger aber liegt es für die Visceralnerven. Wo also eine möglichst hohe Zahl von Einzelfällen dringendstes Erfordernis ist, wie bei tiergeographischen Problemen z. B. der Artbildung, da wird es praktischer sein, sich auf das bestanalysierte variable Nervengebiet zu beschränken. Es kann dies auch ohne Schaden geschehen. Denn soviel läßt sich leicht und an genug Tieren feststellen, daß die Variationseinzeltypen der verschiedenen Körperregionen in der Regel nicht in irgendeiner Korrelation zueinander stehen [1]), sondern im Individuum frei gemischt werden. Wir haben also keinen Grund zu der Befürchtung, daß ein Verkennen solcher geheimer Verknüpfung uns irgendwo die wahre Verteilungsursache der einzelnen Körpervarianten verschleiern könne. Und reichliche Stichproben lassen weiter-

1) Vereinzelte Fälle an vielleicht atavistischen Individuen, die anscheinend Ausnahmen darstellen, wurden schon erwähnt.

hin die Gesetze der Verbreitung für die Varianten aller Körperstellen als gleich erscheinen. Nichts steht im Weg, das ohnehin Bedeutsamste, die Pedo-Pleurovisceralstämme, allein in den Vordergrund zu schieben.

Sollte dagegen die Frage der Erblichkeit einer Erörterung unterzogen werden, so müssen einerseits die Fingerzeige alle beachtet werden, die uns das ohnehin doch beschränkte Material etwa geben mag, in welchem Nervenabschnitt es auch geschehe. Und zum anderen sind es natürlich die Einzelfänge, die zusammen hier das Forschungsfeld abgeben, dessen Parzellen wir eine nach der anderen abzusuchen haben — leider sind sie nur bei wenigen so groß, daß Ausbeute sich erhoffen ließ.

Das Material für die erstgenannte Betrachtungsweise ist ja auch nicht gerade umfangreich. Weil nur Tiere herangezogen werden durften, deren sämtliche Nerven und Verbindungen des fraglichen Gebiets mit vollkommener Sicherheit und Genauigkeit festgestellt waren — was mit äußerster Strenge durchgeführt wurde —, blieben im ganzen 112 Tiere für die Vergleichung übrig. Aber die bereits geschilderte Möglichkeit der Zusammenfassung einer großen Mehrzahl in nur 6 logisch umgrenzbare Gruppen verspricht doch schon einigen Aufschluß über den Verbreitungsmodus. Und ein Resultat ist überdem in dem Gesagten schon gegeben: es besteht keine völlig freie Variabilität, was ja zu gleichmäßigerer Durchmischung führen müßte, sondern ein Gegensatz zwischen mehrfach wiederkehrenden Haupttypen und selteneren Einzelfällen macht sich bemerkbar, und er fällt zusammen mit dem zwischen logisch auseinander ableitbaren und atypisch kombinierenden Varianten. Daß aber deren im ganzen 7 (Beispiel Fig. 15) einer Zahl von 101 gegenüberstehen — 4 andere decken sich nicht ganz mit je einem der 6 Typen, lassen sich aber doch einem davon durch ihre Haupteigentümlichkeiten angliedern —, erläutert schon klar genug das tatsächliche Verhältnis.

	I	Ia	II	III	IV	V	VI	VIa	Zahl der in den einzelnen Meeren gefischten Individuen
Pazifisch	28	1 (1)	1	9	11 (2)	2	11	1	67
Indisch	13			1	2		1		17
Mediterran	(1)		1						2
Ostatlantisch	7						6		13
Westatlantisch	4						2		6
Individuenzahlen der Einzeltypen	53	2	2	10	15	2	20	1	Sa 105

Die Verteilung dieser 101+4 Tiere über die Typen hin, und zugleich deren Verbreitung über die Ozeane, möge die umstehende Tabelle darlegen.

Es sind in dieser Zusammenstellung jene 4 leicht abweichenden Individuen durch Klammern kenntlich gemacht; nur das mediterrane darunter hat für unsere Folgerungen einige Bedeutung. Zwei Tiere neigen noch einem zweiten Typ zu, was die Pfeile andeuten: ihre geringe Zahl stellt die Brauchbarkeit der Kategorien ins Licht. Andrerseits warnt die bescheidene Menge der atlantischen Tiere sofort vor eigentlich statistischen Schlüssen. Besonders ist es auch bedauerlich, und vielleicht befremdlich, daß sich die mediterranen nicht hatten vermehren lassen: aber vielfache Bemühungen in den Jahren 1912—14 und auch Stationsbesuch zeitigten kein weiteres Ergebnis, so viele Heteropoden mir auch sonst namentlich Villafranca verschafft hat.[1]) Indessen auch für die übrigen atlantischen gilt es, daß negative Urteile über das Vorkommen von Typen nur beschränkt statthaft erscheinen. Zeigt doch ein Vergleich mit der ersten Querreihe, wie gering der Prozentsatz für die meisten sein kann; alle dort mit nur 1—2 unter 67 vertretenen könnte nur ein Zufall unter 13 oder gar 6 (deutlichen) zur Anschauung bringen. Nur für den Typus IV bleibt die Sache diskutabel.

Betrachten wir daher zunächst nur die pazifischen Fänge, so tritt die unregelmäßige Verteilung auf die Typen als das erste wichtige Ergebnis hervor. Deutlich heben sich 3 von diesen als häufigste ab. Es ist aber zweitens nicht bedeutungslos, daß sie mit den logischen Grundtypen zusammenfallen. Dieselben 3 Formen, die dort bei schärfster Charakterisierung ohne Berücksichtigung der Häufigkeit als Hauptfälle der Kombinatorik erkannt wurden, erscheinen nun wieder als die Gruppen mit den weitaus zahlreichsten Individuen. Das zeigt denn doch das Walten gewisser Regeln, sei es auch nur das vorwiegende Einschlagen der bequemsten Wege, beim embryogenetischen Gestalten.

Ich meine mit diesen 3 Maxima den I., IV. und VI. Typus. Die meisten treten dagegen ja sehr weit zurück, so daß sie kaum vor den weggelassenen 7 „typuslosen“ Tieren hervorstechen. Der III. kommt allerdings den erstgenannten eher nahe. Er ist aber (als einziger) unzweideutig ein Übergangstyp, zwischen 1 und IV; und

1) Ich mag auch diese Gelegenheit nicht vorüberlassen, ohne der Leitung der Biologischen Station zu Villafranca meinen lebhaften Dank für ihr hilfsbereites Entgegenkommen auszudrücken.

stimmt im Punkte verfrühter Spaltung der beiden Pleurovisceral-Connective mit dem IV. vollkommen überein, während der I. hierin *Pter.* noch nahe steht, so daß jener III. dem Maximum des IV. zugerechnet werden kann — besonders auch da er diesen in Nachbarfängen mehrfach vertritt (vgl. Fang b, S. 542).

Die berührte größere Nähe des I. aber zu dem Ausgangsstadium *Pterotrachea*, die gegenüber IV auch noch in der kürzeren Verschmelzung mit dem Metapodiuspaar, und Mangel einer zweiten dazu (s. o. S. 532), zum Ausdruck kommt, wird uns nun sogleich bedeutsam für die Erklärung seiner großen Häufigkeit. Umfaßt er ja doch nicht viel weniger wie die Hälfte, in allen Fängen zusammen sogar mehr als die Hälfte, aller Individuen. Nach Variationsgesetzen ist es zunächst sehr überraschend, ein Extrem, anstatt der Mittelfälle, so in der Überzahl zu finden. Es ergibt sich aber nun die einfache Beziehung, daß hier das *Pterotrachea* noch ähnlichste Verhalten den Normaltypus darstellt, — und die erste Verschmelzung mit dem Metapodiuspaar einen ersten genetischen Schritt, nach dem die Mehrzahl der Individuen also Halt gemacht hat; während die frühere Abtrennung des linken Pleurovisceralconnectivs von dem rechten einen zweiten Schritt bedeutet, den nur ein geringerer Teil der Individualontogenesen ausführt.

Merkwürdig jedoch von dem so gewonnenen festen Standpunkt her erscheint nunmehr die numerische Gleichheit von IV und VI. Sollte der Weg von I zu VI nicht über IV führen, sondern beim Typus VI als zweiter Schritt ein anderer gemacht werden? So daß beide in Wahrheit I gleich nahe stünden? Es ist nicht recht wahrscheinlich. Zwar ob im Falle VI die Abspaltung des linken vom rechten Pleurovisceralconnectiv so sehr weit oral schon eintritt wie beim Typ IV, läßt sich hier infolge der allgemeinen Verschmelzung nicht überall feststellen (vgl. Fig. 14). Indessen liegt sogar die endgültige Abtrennungsstelle (hinter jener zweiten Verschmelzung) immerhin meist weiter von den Visceralganglien ab, wie es beim Typus I jemals der Fall ist: also von der Wegstrecke des zweiten Schrittes beim IV. Typ ist doch ein Stück zu sehen, er wurde getan, wenn auch seine Weite undeutlich bleibt. Dazu gibt es Tiere, mit erheblich früherer Trennung des rechten Pleurovisceralconnectivs von der zweiten Metapodiusverschmelzung, und somit von der Gemeinschaft mit dem linken Pleurovisceralconnectiv, Tiere, die in dieser Beziehung gerade auf der Mitte zwischen IV und VI stehen geblieben sind. Und sonach kommen wir um die Tatsache

nicht herum, daß Varianten von verschiedener Entferung von der Normalform in gleicher Anzahl in der Population gefischt wurden.

Jedoch: der Weg zur entlegensten führt ja hier genetisch über den Standort der mittleren! Und zwar geht doch jene aus dieser hervor, erst, sobald ein dritter Schritt getan wird, nämlich die zweite Vereinigung des rechten Pleurovisceralconnectivs mit dem Metapodiuspaar — die gleichfalls eintretende Verschmelzung des früher befreiten linken Pleurovisceralconn. mit den Metapod. kann offenbar genetisch nicht als solcher dritte Schritt gelten, da in diesen Metapod. auch die rechte Pedovisceralanastomose steckt, der das linke Connectiv schon bei Typus I (und *Pterotrotrachea*) hier immer zustrebt. Es fanden sich also doppelt soviel Tiere, die den zweiten Schritt hinter sich hatten — d. h. doch: alle Individuen des IV. und VI. Typus —, wie solche, zu deren Entwicklung auch der dritte noch gehört (VI. Typus allein). Und damit verliert auch dieses Ergebnis seine Sonderbarkeit.

Der andersartige Schritt schließlich, den die einzelnen Individuen auf wechselnden Stufen der übrigen Verschmelzungen ausführen können, und der in einer zweiten Verbindung der linken Pedovisceralanastomose mit dem Metapodiuspaar repräsentiert ist (Typen II, V und VIa), wird sehr selten getan. Er gehört fast schon zu den außerhalb der normalen Bahn liegenden atypischen; wir werden sehen, daß sie nicht geringeres Interesse verdienen — doch nicht für geographische Erörterung.

Gehen wir nun zuvörderst auf dieses eben genannte Ziel zu weiter, so ist hier ohne Zweifel das auffallendste Resultat das Fehlen des IV. Typus in den 3 atlantischen Regionen, während der Indik ihn nicht vermissen läßt. Daß die Zwischenformen ausblieben, ist, wie schon erwähnt, nicht überraschend bei dem so kleinen Prozentgehalt auch der Fischzüge im Stillen Ozean an ihnen. Bedenkt man jedoch, daß der IV. Typ dort mit 13 Tieren $^1/_5$ der Gesamtzahl ausmachte, und überhaupt der zweitzahlreichste war, so ist es schwer, das völlige Fehlen für Zufall zu halten. Besonders auch, weil es sich bei dem ostatlantischen Material um Fänge von 8 benachbarten Stationen handelt (Valdivia, etwa von Liberia bis Kongo)! Wohl fand sich unter den nur 3 großen Fängen aus dem Pazifik einer, dem ein Haupttypus gänzlich abgeht. Aber das bleibt dort eine vereinzelte Ausnahme, und macht uns so den Kontrast gerade recht deutlich. Wenn wir daher auch keineswegs gleich schließen dürfen, der IV. Typus komme im ganzen atlantischen Gebiet nicht vor, so haben

wir doch ganze Serien von Fundorten mindestens zeitweise ohne ihn angetroffen. — Dieses Ausfallen gerade des mittleren Typus ist aber nicht uninteressant. Die mit I und VI bezeichneten Formen unterscheiden sich ja so stark, daß man bei Aufhebung der Speciseinheit in noch anderen Merkmalen geneigt sein könnte, geradezu Gattungen darauf zu gründen. So wird uns durch lokales Fehlen der Zwischenformen daher nicht nur an sich die Möglichkeit derartiger Artspaltung, lineare Erblichkeit resp. Liniencharakter der Typen natürlich vorausgesetzt, demonstriert, sondern darüber hinaus auf Grundlage der tatsächlich aufgedeckten Variabilität schlagend gezeigt, wie weit, in systematischem Sinne, solche Neuarten im Entstehen auseinandergehen können.

Weit bedeutsamer jedoch als die besprochene Ungleichheit belehrt uns die ebenfalls vorhandene Gleichheit der Fänge in beiden großen Meeresbecken: ich meine die beiden gemeinsame Anwesenheit des I. und VI. Typus an sich! Denn nur in tropisch-subtropischen Zonen und dem warmen Mittelmeer lebt unsere Gattung. Auch alle anderen Pterotracheiden gehen nicht ins eigentliche Kaltwasser. Wer nicht glauben mag, daß ein oder mehrere Typen in jeder der beiden großen Populationen, des Atlantik und Indopazifik, durch den Suezkanal aus der anderen zugewandert sei, muß die diphyletische Entstehung gleichgerichteter Variationen ohne weiteres daraufhin zugeben. Denn andere Kommunikationswege existierten für eine so ausgesprochen stenotherme Tiergruppe weder jetzt noch überhaupt in unserem und den benachbarten geologischen Zeitaltern. — Freilich erhöht sich die Bedeutung der Frage noch zusammengehalten mit der nach der Herkunft der Gattung. Ich komme daher hierauf zurück.

Denn erst muß, um dieses Problems wie des vorher berührten willen, ein Versuch zur Feststellung des Erblichkeitsgrades solcher Varianten gemacht werden, indem wir die Einzelfänge nun revidieren. Tiere eines Schwarms werden oft einander nahe verwandt sein, viele darunter Kinder einer Mutter: hat man genügend Individuen, so muß sich vorhandene Erblichkeit der Varianten schon bemerkbar machen — in durchschnittlicher Verschiedenheit der Fänge, oder auffallender Gleichheit relativ vieler Tiere innerhalb der einzelnen. Negatives Ergebnis würde allerdings nicht zum umgekehrten Schluß drängen dürfen.

Eine ganz stattliche Anzahl von Fängen liegt ja auch vor: 13 pazifische, 16 indische (von 15 Stationen), und 8 ostatlantische. Aber leider besagten für unseren Zweck die meisten nicht viel, weil

der einzelne zu wenig Tiere umschloß — wie denn deren Gesamtzahl hierfür 147 nicht überstieg (keines fast in allen Einzelheiten deutlich!). Davon kommen nur 13 auf die ostatlantischen Stationen; 36 auf die indischen; und 13 wieder nur stammen aus der unbekannten Anzahl meiner westindischen Fänge. Obendrein hatten immer einige Netzzüge 4—5 brauchbare Individuen: die meisten also deren nur 1—2! Auch unter den pazifischen enthielt die Majorität der Fänge (8) je 1—2 Tiere; und nur 4 ragten genugsam darüber hervor. Für sie gebe ich zuerst die Zahlen der nach unseren Typen geordneten Individuen; wonach also Fang a 20, b 14, c 9 und d 7 Tiere umfaßte.

Fang a = 9 vom I. Typ, 3 vom III., 3 vom IV., 5 vom VI.
„ b = 4 „ „ „ „, 1 „ II., 5 „ III., 3 „ „ „, 1 atypisch.
„ c = 5 „ „ „ „, 3 „ IV., 1 atypisch.
„ d = 2 „ „ „ „, 1 vom Ia, 3 „ „ „, 1 atypisch.

Auch diese Zahlen sind gewiß recht klein. Aber die ausgeprägte Verschiedenheit der Zusammensetzung fordert doch immerhin zunächst eine Analyse.

Da zeigt sich denn der Unterschied zwischen a und b geringer als es zuerst scheint. Typ III und IV sind nach dem S. 538 ff. Erörterten genetisch näher verwandt, als mit I. Daß III in b den Typus IV allein vertritt, überrascht darnach weniger; und wenn wir nun beide in Fang a zusammenzählen, und den atypischen, da er tatsächlich I recht ähnlich war, sowie den Fall II, der sich ja von I nur in der linken Pedovisceralanastomose, also unerheblich nach dem früher Besprochenen unterscheidet, beide zu I rechnen, so haben wir für a das Verhältnis 9 : 6 : 5, für b 6 : 5 : 3; was nicht mehr der Schwankung wäre, als sich erwarten läßt. Bliebe nur das völlige Fehlen von IV im Fang b als allenfalls eher beachtenswert — wenn nicht III an seine Stelle träte.

Fang c stellt sich ihm mit dem Ausbleiben von VI entschiedener als nicht durchschnittsgemäß zur Seite; die Relationszahlen sind davon abgesehen ähnlich. Daß d für diese Betrachtungsart bereits untauglich, wäre an sich schon klar genug. Und somit scheint es dem persönlichen Gutdünken überlassen, ob man das Fehlen von IV im einen (doch ersetzt von III!), von VI im anderen Netzzug — der jedesmal einen Schwarm ja getroffen haben muß —, noch glaubt von Zufall ableiten zu können.

Deshalb in erster Linie habe ich die verschiedenen Körper-

regionen auch auf atypische und seltene Abweichungen hin durchgeprüft; und zugleich ihre Verbreitung: ob alle wahllos ausgestreut sind! — Für manche schien es so. Aber eine ganze Reihe war dann doch auf Einzelfänge beschränkt, oder mehrfach in wenigen vorhanden. Davon hier noch die Hauptbeispiele.

Schon der Typus III gehört hierher. Denn außer dem einen Exemplar im Indik kam er nur in dreien aus einer Gruppe von Nachbarfängen vor, worunter allerdings die individuenreichen a und b sich befanden; aber dafür auch mit 9 unter 37 Tieren! Unter allen übrigen 75 (= 112—37) Exemplaren wie gesagt nur einmal — ein zweifelfreies Kennzeichen einerseits zwar seiner mindestens sporadischen Verbreitung im ganzen indopazifischen Gebiet, aber doch durch solche Seltenheit die Beweiskraft jener lokalen Häufigkeit zugunsten strenger Erblichkeit sehr verstärkend.

Noch extremer verhält sich Typ Ia. Denn er kam überhaupt nur in einem Fang vor (d), und hier mit 2 Vertretern — insofern nämlich das atypische Exemplar (Fig. 8) das wesentliche Charakteristikum jenes Typus: Abspaltung und erneute Bindung der rechten Pedovisceralanastomose an das Metapodiuspaar vor der Aortenumfassung, mit ihm völlig gemeinsam hat. Ein kleiner Fang also diesmal, von 7 Tieren, enthält in 2 Exemplaren eine Abart, die unter 112 darauf Prüfbaren nirgends wiederkehrte.

Derselbe Fang nun weiter war in 2 Individuen mit jener an *Pter.* erinnernden „winkligen Knickung“ der vorderen ventralen Kopfanastomose (s. S. 521) ausgestattet, die nur noch ein anderer Fang (g), ebenfalls 2 mal, zeigte, obwohl 73 Tiere daraufhin durchmustert werden konnten.

Fang g aber zeichnete sich zum anderen bei allen seinen 3 Exemplaren durch frei über das Pedalganglion verlaufendes rechtes Pleurovisceralconnectiv aus, vor allen übrigen hierin deutlichen Artgenossen, mit Ausnahme zweier atlantischer Individuen, aus 2 Fängen mit je einem brauchbaren Tier.

Weil jedoch beiden letztgenannten Eigentümlichkeiten gemeinsam ein atavistischer Charakter zugesprochen, und demnach ein Schluß aus ihrem Erblichkeitsmodus auf den progressiver Variationen abgelehnt werden könnte, so möge ein Beispiel noch folgen, dessen Sonderart erst auf der Grundlage einer der charakteristischen Abweichungen der *Firol.* vom Bau der *Pter.* entstanden sein kann. Es ist dies die oben erwähnte Anastomose zwischen dem I. Ast des Suspensorius, welcher Ast hier beide vordere Aufhängemuskeln

innerviert, und dem Pectoralis post. (Fig. 3 *an*[1]). Sie fand sich dergestalt in 2(—3) Exemplaren des Fanges a. An 2 anderen Individuen jedoch fehlte der Ast zum 1. Muskel, und dessen Innervierung hatte der Pect. post., dem also hier alle dafür bestimmte Fasern zuflossen, seinerseits übernommen, was erst als Folge der Lageänderung dieses Muskels gegenüber *Pter.* verständlich wird — und diese Tiere gehörten ebenfalls wieder beide ein und demselben Fang (g) an! Während 37 andere darauf prüfbare solches Verhalten vermissen ließen.

Und darauf nur kommt es hier augenscheinlich an. Kein Einwand kann daraus hergeleitet werden, daß diese Beispiele meist denselben wenigen und relativ individuenreichen Stationen entstammen. Es wäre nicht richtig zu sagen: die Wahrscheinlichkeit, in anderen meiner Fänge denselben Varianten zu begegnen, sei für diese wegen der Individuenarmut der fraglichen Netzzüge zu gering gewesen. Denn wenn dies auch für jeden Einzelnen zuträfe, so kümmerte es unsere jetzige Betrachtungsweise doch wenig. Wir haben es darin wieder nur mit der Gesamtzahl der Tiere zu tun — wo unter, sagen wir, 70 oder 90 Individuen eine Variante nur z. B. 2- oder 4 mal auftritt, darf niemand mehr von Zufall sprechen, sobald diese Exemplare alle ein und demselben Fang angehören. Vielmehr scheint mir, ohne in Spekulationen über den Modus der diese Variationen beherrschenden Vererbung eintreten zu wollen, der Schluß geboten, sie müsse von der Art sein, die einen großen Prozentsatz der Nachkommen zu genauen Ebenbildern der feinsten Einzelzüge ihrer Erzeuger macht. Ob aber Typus I und VI doch dabei noch Kinder einer Mutter sein können — diese Biotypusfrage entzieht sich vorläufig unserer Beurteilung.

III. Abstammungsverhältnisse.

Von den hiermit nun in Kürze berichteten Ergebnissen der empirischen Feststellungen scheinen mir die des ersten Abschnitts, wie schon angedeutet, zunächst geeignet, einen förmlichen Beweis für die Abstammung der Gattung *Firoloida* von *Pterotrachea*-ähnlichen Tieren zu liefern. Und zwar weniger durch die hohe allgemeine Gleichheit der Ganglien und der Nervenursprünge sowie -endgebiete an sich. Denn auch die Carinarien und Verwandte haben weitgehend daran Anteil; obwohl allerdings auch hierin die Reihe von *Carinaria* über *Pterotrachea* zu *Firoloida* führt. Steht doch *Carinaria* besonders

in den Verhältnissen der Visceralganglien, deren sie z. B. drei besitzt, beträchlich weit abseits, während in den beiden anderen Gattungen diese Zentren und wenigstens die Hauptnerven einander im ganzen gut entsprechen (ausgenommen nur die Penisversorgung). Und die immerhin starke Ähnlichkeit im Pedalgebiet der *Carin.* mit den anderen läßt sich schließlich ebensowenig vergleichen mit der fast vollkommenen Identität zwischen diesen selbst. Auch am Kopf gilt teils vermehrt teils abgeschwächt dasselbe, und insbesondere steht der höheren Zahl an Nervenästen bei *Carin.* eine nahezu völlige Gleichheit von *Pter.* und *Firol.* gegenüber. Freilich, eine kleine Ausnahme fand sich: der Jugularis lateralis entspringt bei *Carin.* wie bei *Firol.* stets am hinteren Gabelast der Stammspaltung, also mit dem Jug. post. zusammen (Fig. 2), im deutlichen Gegensatz zu *Pter.* also — gemildert allerdings durch häufige Vorverlegung bei *Carin.* bis zur Gabel selbst, wohin er auch bei *Pter.* zurückrücken kann. Auch setzt andrerseits z. B. die hintere Anastomose vom Cerebropedalconnectiv bei *Carin.* häufig am Stamm des Jugularis anstatt am posterior, — was wieder *Pter.* und *Firol.* gemeinsam und hier ohne Ausnahme ist — an; und im übrigen zeigt dieses, wie die anderen Endgebiete *Pter.* zwischen beide andere Gattungen gestellt — so daß im Verhalten des Jugul. lat. höchstens ein Hinweis auf eine Verschiebung des *Pterotrachea*-Typus in diesem Punkt seit der Abzweigung der *Firol.* von ihm gesehen werden kann, wie solche Hinweise uns ja bei jeder Aufstellung von Stammbäumen (und oft genug unbequemere) begegnen.

Auch in der übrigen Kopfanatomie zeigt eine einzige weitere Tatsache in gleiche Richtung. Wie *Carin.* in beiden Geschlechtern, besitzt das Männchen der *Firol.* Tentakel, die dem Weibchen und allen *Pter.* vollkommen abgehen. Wenn sie auch hier unter dem Auge, bei *Carin.* über resp. medial davon sitzen, möchte ich an der Homologie um deswillen nicht zweifeln. Daß der nämliche Nerv beide versorgt, spricht auch, gerade in Anbetracht der abweichenden Anbringung, sehr dafür. Doch eben dieser Nerv kennzeichnet uns außerdem wieder das wahre phyletische Verhältnis zu *Pterotrachea*: denn nicht etwa *Carin.* und *Firol.* stehen sich hier am nächsten, sondern die beiden phyletisch älteren Gattungen finden wir einander sehr ähnlich; doch so, daß die Umgestaltung zur beträchtlich abweichenden *Firol.* (s. o. S. 519 u. und Fig. 1) ihren Ausgang von *Pter.* genommen haben muß, — was erst anderen Orts genauer dargelegt werden kann.

Diese Mittelstellung der *Pterotrachea* ist aber weiter an vielen Punkten noch wesentlich deutlicher ausgeprägt. Es genügt daran zu erinnern, daß z. B. die Reduktion der Kiemen oder die Verschiebung des Penis zum rückverlegten Eingeweidesack bei *Pter.* halb, bei *Firol.* fast ganz bewerkstelligt ist. Ein Nervenast am Suspensorius, bei *Carin.* einfach zur Nucleusbasis aufsteigend, war bei *Pter.* durch die halbe Körperlänge bis zur homologen Stelle ausgezogen: er ist der *Firol.* verloren gegangen. Noch manche ähnlich klare Einzelheiten ließen sich anführen; doch scheint es mir unnötig. Denn viel entscheidender werden die Verhältnisse geklärt, sobald wir unseren Blick auf die Verschmelzungen der Nerven lenken.

Hier zeigt uns nämlich *Carin.* zwei in ganzer Länge, von den Cerebral- bis zu den Intestinalganglien freie Pleurovisceralconnective; *Pter.* nur freien Ursprung, dann Verklebung der beiden für den größten Teil ihres Verlaufs, erst mit den cerebropedalen, dann miteinander, stets ausgenommen nur die Strecke über den Pedalganglien; *Firol.* endlich vollkommene Verschmelzung, erst ebenfalls mit jenen Connectiven, dann bei den meisten Individuen mit diesen Ganglien, von da ab caudal miteinander, und dazu nicht nur mit den Pedovisceralanastomosen, sondern mehr oder minder weit auch mit dem Metapodiuspaar. — Im peripheren Gebiet aber, den Verschmelzungen der vorderen Pedalnerven mit den hinteren cerebralen zu einer Art „Zygosen", sind die beiden letztgenannten Gattungen identisch; während *Carin.* sich beträchtlich unterscheidet (durch Spaltung eines der pedalen in zwei Längsäste und Verbindung beider mit begegnenden Cerebralnerven, und mancherlei Schwankungen sowie unfertigen Vereinigungen dazu).

Wollte aber jemand gleichwohl darauf beharren, die weiter entfernten Zustände der *Firol.* könnten trotzalledem direkt aus *Carinaria*-ähnlichen sich entwickelt haben, so brauchte er nur auf das Verhalten des Kiemennervs, und andrerseits der Pedovisceralverschmelzungen hingewiesen zu werden — die in der Tat erst ausschlaggebend sind. *Carinaria* nämlich läßt ja die Pedovisceralanastomosen senkrecht von den Pedalganglion zur Basis des Eingeweidesacks emporsteigen, wo ihre Intestinalganglien angebracht sind, und nirgends sind demnach diese Anastomosen parallel zu den von hier frei zu den Cerebralganglien ziehenden Pleurovisceralconnectiven gelagert, oder berührten sie gar. Bei *Firol.* aber sahen wir in der Nähe der intestinalen Zentren die 5 Nervenstämme der beiden Pleurovisceralconnective, der beiden Pedovisceralanastomosen und des hier einheitlichen

Schwanznerven in wechselndster Weise miteinander streckenweise vereinigt, wieder gelöst, und mit denselben oder anderen neu verschmolzen: und fanden von allen denkbaren Kombinationsmöglichkeiten alle die, und nur die verwirklicht, die sich aus der Lagerung dieser 5 Nerven bei *Pter.* ableiten lassen; und zwar durch Verschmelzungen, — die überall da eingetreten sind, wo die zwischen ihnen durchziehenden Aorta und Darmtraktus es erlauben. Hierdurch ist aber der Beweis geliefert, daß der Pterotracheatypus eine notwendige Vorstufe für den phyletischen Zustand der Gattung *Firoloida* war.

Nicht minder gut jedoch kommt dies zum Ausdruck durch den bei ihr sinnlosen bogenförmigen Verlauf des Kiemennervs (Fig. 5b), mittels dessen er bei *Pter.* von dem hier rechts am Ventrikel gelegenen Supraintestinalganglion erst unter der Spitze des Herzens durch auf dessen linke Fläche und darüber hin zu den Kiemen gelangt — auch hier sind die Lagebeziehungen der Organe zueinander bei beiden Gattungen in keiner Hinsicht ein Erbstück von *Carinaria*.

IV. Ursachen der Formumwandlung und der individuellen Schwankungen.

So wäre also der doch seltene Nachweis hier gegeben, daß von 2 engverwandten Gattungen eine unmittelbar von der anderen abstammen muß; oder, genauer gesagt, von Tieren, die wir, wenn ihresgleichen noch lebten, als beim Männchen Tentakel tragende Species oder Untergattung zum Genus *Pterotrachea* rechnen würden — nur wer an der Entstehung der Arten auseinander, selbst innerhalb der engeren Gruppen, zweifelt, darf es ablehnen. Da müssen wir wohl versuchen, in Ausnützung so günstigen Tatbestands, genauer nachzusehen, welche Besonderheiten die Artumwandlungsgeschehnisse hier zeigen, welche Gründe, welcher Nutzen insbesondere für sie aufgedeckt werden kann; und des weiteren erneut prüfen, welche Eigenschaften die umgewandelten Merkmale selbst erkennen lassen, und ob, und vielleicht wie, diese mit der vollzogenen Umwandlung in Zusammenhang zu bringen sind.

1. a) Drei Gruppen von Merkmalen können wir im Hinblick auf die erstgenannten Fragen unterscheiden. Eine erste ist dadurch charakterisiert, daß *Firol.* zu Ende oder doch weiter geführt hat, was bei *Pterotrachea* schon angebahnt war. Die Nervenverschmelzungen

sind hier das treffendste Beispiel. Schon *Carin.* zeigt deren im Berührungsgebiet der Cerebral- und Pedalnerven: eine ganze Reihe von Ästen gehen ineinander über, resp. liegen paarweise eine Strecke verschmolzen und lösen ihre Enden erst wieder los. Bei *Pter.* ist daraus völlige individuelle Gleichmäßigkeit und schematische Einfachheit, durch Kontinuität je eines dorsalen und ventralen sich begegnenden Paars, geworden. Daran hat sich bei *Firol.* nicht das geringste geändert. Dagegen hat *Pter.* Vereinigungen zwischen den Cerebropedal- und Pleurovisceralconnectiven neu begonnen, sowie der letztgenannten mit den Anfangsstücken der Pedovisceralanastomosen; ist aber an beiden Orten nur bis zur Einschließung der Nerven in gemeinsames Epineurium gelangt. Hier hat *Firol.*, wie wir sahen, die Verschmelzung beidemal vollendet, das will sagen, auf die ganzen Stränge soweit möglich ausgedehnt und dazu überall bis zum Wegfall innerer Scheidewände im Querschnitt. Und während weiter über die Pedalganglien der *Pter.* das Pleurovisceralconnectiv meist isoliert weggeht, ist das an *Firol.* nur ausnahmsweise noch zu bemerken und eine Einschmelzung ins Ganglion selbst die Regel. Endlich aber ist aus der Verklebung der beiden Metapodialnerven bei der phyletisch älteren Form hier eine vollkommene und dazu weiter sich erstreckende Verschmelzung geworden. Doch hat diese Tendenz auch auf andere Gebiete übergegriffen, und so ganz Neues angebahnt: wie wir denn in der Vereinigung jenes Metapodiuspaares mit den Pedovisceralverbindungen, in derjenigen von Frontalis und Subocularis, in der entsprechenden des Kiemennervs mit dem Osphradicus Beispiele davon beschreiben konnten. In diesen Fällen aber betrifft im Gegensatz zu den von *Pter.* schon begonnenen die Verschmelzung nur kürzere Strecken, oder ist doch (im ersten Beispiel) bei der Mehrzahl der Individuen nicht bis an das anatomisch erreichbare Ziel durchgeführt.

Wir sehen hier also deutlich und unbezweifelbar eine Entwicklungstendenz am Werke, deren Wirkung von *Carin.* bis zu *Firol.* in gerader Richtung fortgeschritten ist, und deren Kraft, wie sie durch ihr Bewirkungsvermögen in der Ontogenese der Individuen zum Ausdruck gebracht wird, augenscheinlich von Stufe zu Stufe stieg. Indem wir die Erörterung dieses letzten Punkts auf später verschieben, sei hier der Blick auf die Prägnanz gelenkt, mit der die Natur das Vorkommen der Orthogenesis, dieses öfter, besonders nachdrücklich von Eimer erschlossenen, doch kaum noch als tätig irgendwo wirklich nachgewiesenen Entwicklungsgrunds uns vor Augen stellt. Denn, das ist das Entscheidende, keine indirekte Verursachung außer

innerer ist dafür denkbar, daß dort nur verklebte Nerven hier nun verschmolzen sind. Vor allem fehlt jede Möglichkeit, Derartiges als durch Zuchtwahl begünstigt sich vollenden zu denken. Daß kleinste Änderungen in einer uns unbegreiflichen Weise oft erhaltenden Nutzen haben mögen, gebe ich Plate und jedem Verteidiger der Selektion gern zu. Aber hier wird sich schwerlich jemand finden, der dieses Geschehen ihrer Schaffenskraft zugute rechnen möchte.

Weniger sicher hierin bin ich anderen, gröberen anatomischen Merkmalen gegenüber, die auch ein Zuende- resp. Weiterführen von schon Angefangenem bedeuten. Ich denke dabei an die Verkleinerung von Schwanzflosse und Kiemen, die Verlegung des Penis an den „Nucleus", und dessen Formänderung. Ob freilich das Metapodium der *Pter.* dem ganzen hinter dem Gehäuse gelegenen Körperteil der *Carinaria* homolog zu setzen sei, darüber werden die Meinungen auseinandergehen; es fällt diese Frage mit der anderen zusammen, ob wirklich der Eingeweidesack im wahren Sinne des Wortes verlegt, d. h. am gewissermaßen bestehenbleibenden Körper der *Carinaria* bis zu seiner Lage bei *Pter.* verschoben wurde, oder vor ihm sozusagen ein neues Körperstück entstanden ist, um den gleichmäßig dicken walzigen Leib der *Pter.* herzustellen, unter gleichzeitiger Verkümmerung des Körperstücks hinter dem Eingeweidesack zur Schwanzflosse dieser Gattung. Die Lage des Penis der *Pter.* steht der letzten Auffassung zwar entschieden entgegen. Es wäre indessen unfruchtbar, darüber hier zu spekulieren; genug, daß die tatsächliche Verkürzung des Leibesabschnitts hinter dem Nucleus ohne weiteres, unbekümmert um morphologische Wertung, als Vorläufer der Reduktion bei *Firol.* aufgefaßt werden darf; ebenso wie die Verschiebung des Penis um die Hälfte der Strecke vom Pedalganglion zum visceralen durch Zurücklegung der anderen Hälfte hier vollendet ist. Ob nun aber eine dieser Änderungen eine Verbesserung der Anpassung bedeutet, das ist das Fragliche. Sicherlich ist durch die zwischen *Carin.* und *Pter.* vollzogene Wandlung ein höherer Schwimmtyp entstanden, besser an sich geeignet, zu schweben, und zum anderen das Wasser rasch zu durchschneiden. Freilich ist es, daß sei nebenbei nicht übergangen, eigentümlich, daß dieses Manko der *Carin.* durch stärkere Muskulatur mehr als ausgeglichen ist, und sie rascher als ihre Schwester die Beute erreicht. Doch ideell ist *Pter.* der vollkommnere Typus — es mag ja auch ein Vorteil sein, mit weniger Muskelarbeit (also Nahrung) Genügendes leisten zu können. Jedoch

Pter. bezeichnet zugleich schon ein Maximum der Anpassung, das in der Tat von *Firol.* keineswegs überboten wird. Verkümmerung sehen wir da und dort an ihr — Verschmelzung gehört ja in gewissem Sinne, als Form der Vereinfachung, auch hierher —; sie findet sich ebenfalls an der Muskulatur, des Deutopodiums und des Körpers, ausgeprägt — und wird bionomisch durch die Kleinheit wohl wettgemacht, die ja das Schweben und Durchgleiten des Wassers, das Eine durch Vergrößerung des Quotienten Tragfläche/Gewicht, das andere durch Verkleinerung des Querschnitts, erleichtert. Vielleicht daß allenfalls die Verschiebung des Penis zum Hinterende, daß die Rudimentierung der Kiemen besonders beim ♂ (Tesch) Vorteile bringt: im ganzen wird es näher liegen, alles im Sinne der obigen klareren Beispiele im Nervensystem zu beurteilen.

In einer anderen Gruppe kennzeichnen sich die Abänderungen deutlich als Folgeerscheinungen, denen eine gewisse entwicklungsmechanische Notwendigkeit innewohnt. Wir verstehen sie gut, aus uns geläufigen embryogenetischen Prinzipien. Der Verlust des 1. Seitennervs am Cerebrobuccalconnectiv der *Pter.* (und *Carin.*) gehört hierher: das kleinere Tier braucht ihrer weniger — wie denn *Carin.* ihrerseits als muskelstärker in Ähnlichem wieder *Pter.* übertrifft. Eine der vorderen ventralen Anastomosen, die zu jenem Seitenast I führte, fällt so weg, was wir im 1. Kapitel ja ausführlich (S. 521) dargelegt haben; da alle Pedalfasern aus dem hinteren Abschnitt der ventralen Anastomose (am Cerebropedalconnectiv) nun auf die einzig bestehende vordere umgeleitet werden müssen, ist es mehr als lediglich eine Unterdrückung von Anlagen, aber doch wachstumsphysiologisch ohne Annahme genotypischer Änderungen erklärlich. Ebenso durchschauen wir, wie die Penisinnervierung an das Subintestinalganglion gerückt sein wird. Bei Verlagerung des Begattungsglieds in dessen unmittelbarste Nachbarschaft müssen kollaterale Verbindungen zwischen den Hautästen vom Ganglion und dem alten Penisnerv entstehen, und sein Anfangsteil am Pedalganglion infolgedessen automatisch in Wegfall kommen, sofern von irgendwelchen in der Pedovisceralanastomose zum Subintestinalganglion laufenden Nervenfasern der einzigen Bedingung genügt wird, daß ihre Ganglienzellengruppen im Pedalganglion ebenfalls die Verbindung nach den anderen für die Begattung wichtigen Organen, wie Flosse und Saugnapf, vermitteln. Kurz: das Vorkommen solcher Verknüpfung der Abänderungen bei der Umwandlung der *Pter.* in *Firol.*, wie man sie wohl als Korrelationen bezeichnet, ist also ebenfalls ganz

deutlich erkennbar. Ich glaube, daß gerade dieser Punkt keiner weiteren Erläuterung bedarf.

Zum dritten jedoch finden wir augenscheinlich selbständig durchgeführte, und dabei keineswegs im Verfolg einer begonnenen Entwicklungslinie liegende Merkmalsänderungen. Freilich, etwa das „Kreuz“ am 1. Cerebrobuccalseitennerven und die Verlegung des Jugularis lateralis auf den hinteren Gabelast (vgl. S. 520 u.) gehört nicht, wie man leicht meinen könnte, dazu, weil sie ja Erbstücke von *Carinaria* her darstellen (s. o. S. 545). Manche andere kleine Abweichungen im Nervensystem, wie z. B. die Verpflanzung des 1. Asts vom Frontalis auf das Cerebrum selber, lassen den Verdacht wenigstens aufkommen, sie könnten in die vorige Gruppe einzureihen sein. Ich will im Gegensatz dazu hier auch nur ein einziges, aber ganz klares Beispiel herausheben; um so lieber, als es sich ja um grundsätzliche Feststellungen handelt, und dafür ein sicherer Fall mehr zu bedeuten hat, wie noch so viele angreifbare.

Ich meine die Verschiebung des Supraintestinalganglions auf die linke Herzseite. Sie stellt, obwohl es hier links mehr caudal liegt als bei *Pter.* rechts, keine einfache Verrückung in Schwanzrichtung dar, wie sie der Penis durchmacht; sondern ventrad und leicht vorwärts hätte es bei *Pter.* vor der Aortenwurzel herum und dann noch weiter links geführt werden müssen, um nun erst rückwärts zu seinem Ort bei *Firol.* zu gelangen: die Visceralkommissur führt uns die Wegstrecke ja vor Augen (Fig. 8). Sie beweist uns außerdem durch diese ihre Lage auch die Homologie der betreffenden Ganglien; darin unterstützt von dem Verhalten und der Anbringungsstelle der Pleurovisceralconnective und der anderen Nerven. Und, wie der Kiemennerv besonders demonstriert, keine Verkürzung bestimmter Nerven, oder was man Ähnliches ausdenken möchte, kann zur Verschiebung des Ganglions mitgewirkt haben — abgesehen davon, daß solche Bewirkungsart ohne Analogie wäre —; noch auch eine Lage- oder Formänderung anderer Organe. Vor allem ist hier jeder Vererbungseinfluß von *Carin.* oder anderen ähnlichen Vorfahren her ausgeschlossen. Denn bei ihnen allen ist das Herz dorsal über dem Ganglion angebracht. Erst infolge der Verlagerung des Eingeweidesacks sind die intestinalen Zentren emporgestiegen bis zum Niveau des Herzens. Doch weil das Supraintestinalganglion der *Carinaria* ganz links an der Lateralwand des Nucleusstiel ruht, sollte man nun den Ventrikel der *Pter.* eher zwischen beiden Zentren erwarten. So daß also zur Erreichung dieser phyletischen Vorstufe der *Firoloida*

das fragliche Ganglion eher eine Bewegung nach rechts ausgeführt hat — womit denn in ein besonders helles Licht gestellt wird, wie wenig die nun folgende Linksrückung als Fortsetzung bestehender Entwicklungsrichtungen betrachtet werden darf! Vielmehr verhalten sich Mutter und Tochter hier gegensätzlich; und es ist ein Glücksfall, daß gerade für denselben Punkt durch Kiemennerv, Visceralcommissur und Nervenverschmelzungsvarianten die direkte Abstammung dieser Verhältnisse von denen der *Pterotrachea* über jeden Zweifel gestellt wurde.

Andrerseits läßt sich kaum behaupten, derartige Anderung möge unter Selectionswirkung gezüchtet sein. Ich wenigstens kann mir kaum einen Fall konstruieren, der noch mehr jeden äußerlichen oder physiologischen Nutzen resp. Schaden für das Tier ausschlösse. Oder sollte eine andere Änderung damit verknüpft sein, die ihrerseits erhaltungsmäßig wirkte? Wer die topographische Anatomie dieser Körpergegend sich gegenwärtig hält, wird keinen Glauben daran aufbringen. Und überhaupt darf man nicht versuchen, hier den Ausdruck Korrelation in die Bresche zu schicken. Denn nur insofern eine gesetzliche Verknüpfung des Zustandes zweier verschiedener Organe bei Verwandten damit behauptet werden soll, zwischen denen also Umwandlung des einen die des anderen jederzeit nach sich zöge, — hat er prägnanten Sinn. Soll aber nur angedeutet werden, wahrscheinlich hinge jede Änderung eines Einzelnen irgendwie von denen des Ganzen und seiner anderen Teile ab, so umschreibt er doch nur die Tatsachen — und verschleiert zugleich die Schwierigkeiten des Problems. Dessen nämlich, vor dem wir hier stehen: daß Artumwandlung eine offenkundig nutz- und zusammenhanglose Änderung von Merkmalen mit sich führen kann.

Es ist natürlich für jetzt nicht möglich, hier weiter zu kommen. Mir scheint es aber schon recht wertvoll, daß doch nach dem Besprochenen Folgendes sich behaupten läßt, und gerade das Wichtigste mit großer Bestimmtheit:

I. Unter den Umwandlungen, die aus der Gattung *Pterotrachea* die Gattung *Firoloida* hervorgehen ließen, können wir je nach der bewirkenden Ursache 3 Kategorien klar unterscheiden. Es sind dies:

   1. Änderungen, die sich aus dem Fortbestehen (und vielleicht der Verstärkung) von Ursachen ergeben, welche schon bei

der Ausbildung der Gattung *Pter.* wirksam waren: also orthogenetische Änderungen;

2. solche, die gesetzliche Folgeerscheinungen anderer Umwandlungen darstellen: also korrelative Änderungen; und
3. endlich solche, die keiner von beiden Ursachenarten, vielmehr uns zwar unbekannten, aber sicher anderen Gründen ihre Entstehung verdanken.

II. Ein Nutzen für das Individuum oder seine Nachkommenerzeugung, eine Verbesserung der Anpassung, die dadurch erreicht würde, ist bei allen diesen Veränderungen fast nie nachweisbar. Nachweisbar ist dagegen oft, daß kein solcher Nutzen überhaupt denkbar ist.

Das sind also Folgerungen, die dem extremen Selectionismus nicht günstig sind, wie man sieht. Doch lege ich auf negative Schlüsse aus jenen Folgerungen zunächst weniger Wert als auf diese selbst, weil ich sehr weit von der Meinung entfernt bin, daß wir bis zur Wurzel der Umwandlung hinabgestiegen wären. Es bleiben die eigentlichen Ursachen ja im Dämmerlicht, wie stets bisher; und für Punkt 3 sogar ganz im Dunkeln. Die Möglichkeit positiv zu prüfen und zu charakterisieren, was sonst meist ebensoweit fast verschleiert steht: die orthogenetische Tendenz — dies scheint mir der Gewinn.

b) Indem wir sie aber über eine ganze Familie hin wirksam finden, muß eigentlich die Artbildung wieder Staunen wecken. Von *Carin.* oder Verwandten her sind Parallelnerven derselben Körperseite aneinander gerückt und miteinander verklebt, bis der Zustand *Pterotrachea* erreicht war. Dann aber hat die Entwicklung halt gemacht; obwohl doch, sobald die Formumwandlung, die zu *Firol.* führte, eintrat, die Tendenz sich als noch wirkungskräftig erwies. Was ist das Wesen dieses eigentümlichen Gleichgewichtszustands, Artkonstanz geheißen, möchte man fragen. Doch statt diesem heute ganz unlösbaren Problem nachzugehen, darf man wenigstens feststellen, daß wir demnach das Neuaufleben jenes phyletischen Prozesses am wahrscheinlichsten auf einen Reiz zurückführen müssen, dessen Beantwortung von seiten des Organismus den Ruhezustand (Artruhe) bräche. Den Reiz hätte man dann am einfachsten in einem äußeren Faktor zu suchen. Die Antwort jedoch wäre von der inneren Tendenz vorgezeichnet und beherrscht.

Solche theoretische Schlußfolgerung aus dem oben aufgedeckten

speziellen Prinzip habe ich nun hier in Kürze angedeutet, weil parallel zu solchen Gedankengängen auch unsere tiergeographischen Befunde auf ein gleiches Ergebnis hinführen. Wir lernten schon im 2. Kapitel die eigentümliche Verteilung der Varianten auf die Meere kennen. Auch erwähnte ich bereits, daß ein und dieselbe Species von *Firol.* alle warmen Meere bevölkert; und Ähnliches gilt für *Pter.*, nur daß es deren 2 so verbreitete [1]) gibt. Alle Pterotracheiden aber sind streng an Warmwasser, *Firol.*, soweit mir bekannt, an Subtropen und Tropen (sowie das warme Mittelmeer) gebunden. Dadurch aber war eine unübersteigliche Scheidewand zwischen indopazifischen und atlantischen Tieren errichtet. Wohl möchte es denkbar sein, daß einzelne Individuen oder sogar Schwärme durch Strömungen in Ausnahmsfällen südwärts und von der Westwindtrift einem anderen Ozean zugeführt würden. Aber sicher nicht in so lebenskräftigem Zustand, daß solche Tiere wieder bis in warme Gebiete gelangen und dort eine Kolonie von ihresgleichen errichten könnten. Alle sind gegen Kälte, und überhaupt jeden Wasserwechsel, äußerst empfindlich, und z. B. im Versuchsbassin überhaupt auf keine Art länger wie 24 bis höchstens 36 Stunden am Leben zu erhalten. Es ist danach als sehr wahrscheinlich zu betrachten, das *Firoloida* diphyletisch aus *Pterotrachea* hervorgegangen ist, so daß also gleiche innere Tendenzen an getrennten Orten Gleiches geschaffen hätten — ein Modus der Artbildung, dessen Möglichkeit uns ohnehin durch die vielen tiefgehenden Konvergenzen in getrennten Tiergruppen meines Erachtens geradezu aufgedrängt wird: denn hier wie dort ändern sich unabhängig voneinander Merkmale auf ein gleiches Ziel zu, im einen Fall an Individuen verschiedener, im anderen solchen gleicher Artzugehörigkeit.

Freilich kann man unserem Fall gegenüber auf die Existenz tertiärer Verbindung zwischen dem atlantischen und stillen Ozean am mittelamerikanischen Isthmus verweisen. Es wäre natürlich möglich, daß beide Gattungen schon höheres Alter haben. Und darum wird die im 2. Kapitel aufgedeckte Verbreitung der Varianten von *Firol.* auch für diese Betrachtung von neuem wichtig. Denn wir fanden einerseits eine deutliche Differenz zwischen den Populationen jener 2 Hauptmeeresbecken, die sich durch das Fehlen des

1) Von Tesch in 2 Gattungen geschieden: *Pterotrachea* (*coronata*) und *Euryops*.

Typus IV und verwandter, der im Pazifik zweithäufigsten Gruppe, innerhalb der atlantischen Gebiete ausspricht: stände dies sicher, so wäre damit also unser ohnehin äußerst wahrscheinlicher Schluß bestätigt, daß wirklich die jetzt vorhandenen Ausgleichungsmöglichkeiten (durch den Suezkanal oder südlich von Afrika) nicht geeignet sind, irgendeine Gleichförmigkeit zu erzielen. Auf der anderen Seite jedoch leben in den hiernach wirklich dann vollkommen getrennten Populationen doch eine Reihe von hüben und drüben völlig gleichen Varianten, so tiefgehend verschieden, daß die fraglichen Merkmale ohne die Fluktuation aller übrigen sogar als Gattungsabzeichen dienen könnten; und indem an beiden Orten die Endglieder dieser Reihe in gleicher Ausbildung angetroffen werden, stellen sie die Möglichkeit diphyletischer Entstehung von Arten und Gattungen über jeden Zweifel, — für den natürlich nur, der nicht aus anderen Gründen jede solche Descendenz auf der Basis von Variabilität grundsätzlich leugnet. Doch ist es schwer genug, gerade den geschilderten Tatsachen gegenüber in derartigen Anschauungen zu beharren.

2. Wie solche phyletische Umwandlungen nun schließlich in ontogenetische Vorgänge umgeprägt werden, auf sie einwirken, oder gar aus ihnen hervorgehen, dafür geben uns die Verhältnisse der *Firoloida* wenigstens noch einige deutliche Fingerzeige.

a) Ich greife gleich ein Beispiel heraus. Die Verlegung des Penis an die Seite des Eingeweidesacks hat eine Änderung der Innervation mit sich gebracht, die rechte Pedovisceralanastomose führt, verdickt, Fasern zum rechten Intestinalganglion, das den Penisnerv ausschickt — der direkte vom Pedalganglion, noch bei *Pter.* vorhanden, ist verschwunden. Gerade eben (S. 550) haben wir die Entstehungsursachen für die Änderung kurz besprochen. Sie kann nur in der Lebensperiode der funktionellen Gestaltung geschehen sein. Denn wie sollte eine Keimesvariation spontan entstehen, die nur auf der rechten Körperseite eine Verstärkung geeigneter Neurongruppen schüfe, oder aber Fasern solcher motorischer Neurone in vermehrter Zahl nur rechts dem Visceralganglion zusendete? Deren „zufälliges“ Auftreten konnte wohl kaum abgewartet werden! Vielmehr ist als sicher anzusehen, daß solche Verstärkung im Gefolge der notwendig ja entstehenden anastomotischen Verbindungen der Subintestinalgangliennerven mit dem alten Penisnerv nur unter dem Einfluß, den das Funktionieren des Begattungsglieds ausübte, eingetreten sein kann. Daraus muß dann ein Antrieb zur onto-

genetischen Ausbildung von Ähnlichem geworden sein. Es wäre ganz zwecklos, jetzt nach einem Detailmechanismus für derartige Übertragung „erworbener Eigenschaften“ von neuem Ausschau zu halten. Was wissen wir denn von den physikochemischen Vorgängen beim Wachsen und Differenzieren!

Aber bedeutsam ist es, daß unsere Umwandlungen an anderer Stelle ebenso unzweideutig einen Beweis für den umgekehrten Zusammenhang liefern. Ich habe dabei die Verschmelzung des Metapodiuspaars mit den Pleuro- Pedovisceralverbindungen wieder im Auge. Sie kann nicht beim Erwachsenen zustande gekommen sein. Denn beide Metapodiales liegen bei *Pter.* im ganzen Verlauf weit getrennt von den übrigen: zuerst vorn unter dem Bogen der gegeneinander geneigten Suspensormuskeln, wie jene darüber; und weiter hinten bis zum Nucleus ventral auf die Randschicht der Gallerte aufgelagert, also an der Bauchfläche der Körperhöhle befestigt. Und bei *Firol.* ist der Abstand und die Trennung durch die Muskeln vorn genau ebenso vorhanden; erst hinter den Suspensores steigen die Metapodialnerven plötzlich zur Vereinigung mit den anderen hinauf (Fig. 3). Ehe hier aber Verschmelzung resp. Anheftung bestand, konnten sie ja, weil nichts da ist, das sie in der Schwebe halten würde, keine wesentlich andere Lage einnehmen wie bei *Pter.* Also keinerlei Möglichkeit zur Aneinanderlagerung war gegeben.

Zum anderen kennen wir im Allgemeinen die Entwicklung der Connective bei den Mollusken.[1]) Sehr nahe aneinander, oft in Berührung bei kleinen Larven, wie die der Pterotracheiden, bilden sich die Pedal- und Visceralganglien als Hautverdickungen, zwischen ihnen ebenso oder durch Auswachsen vom Ganglion resp. Erhaltenbleiben von Brücken bei deren Auseinanderrücken die Verbindungsstränge. Nun fanden wir eine allgemeine Tendenz zur Verschmelzung paralleler Nerven bei unserer Species. Nur in dieser Larvenperiode aber kann sie hier zur Geltung gekommen sein. In dieser Zeit werden in der Tat Pleuro- Pedovisceralstämme und Metapodiales in unmittelbarer Nähe beieinander und im Ganzen gleichgerichtet sich vom Ektoderm resp. Ganglienanlagen loslösen: dann also kann, und muß, der fragliche Vorgang stattgefunden haben. Weil jedoch

1) Vgl. z. B. A. P. Henchman, The origin and development of the central nervous system Limax max., in: Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 20, 1890. — J. Meisenheimer, Entwicklg. v. Limax maximus, II. Teil, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, 1898. — Ders., Entwicklungsgeschichte v. Dreissensia polymropha, ibid., Vol. 69, 1901.

nach Obigem auch beim phyletischen Geschehen nur in der Embryonalzeit, nicht später, jeweilig die Möglichkeit dafür bestand, folgt zwingend daraus eine stammesgeschichtliche Entwicklung dieser Merkmale auf Grund von Keimesvariation.

Dieses Nebeneinander von sog. somatogenen und blastogenen Variationen ist aber keineswegs unverständlich. Denn es fällt hier zusammen mit den Kategorien der korrelativen und orthogenetischen (resp. durch unbekannte Gründe verursachten) Abänderungen, deren Scheidbarkeit wir konstatieren konnten. Wenigstens scheint es mir nicht überraschend, wenn eine in der Gattung sozusagen steckende Tendenz — dadurch deutlich, daß überall, wo *Pter.* Verklebung hat, Verschmelzung daraus wird — alsbald in Wirksamkeit tritt, sobald Nerven erst entwickelt sind, und so blastogenen Charakter zur Schau stellt; allerdings dürfte man nicht weitergehend behaupten wollen, sie müsse sich in allen anderen Fällen so früh zeigen. Während dagegen wohl durchgängig Umwandlungen, die als Folge von Abänderung anderer Organe auftreten, ontogenetisch ihren Ursachen, mindestens in den ersten Generationsreihen, zunächst nachfolgen möchten, was, sofern sie dabei erst postembryonal auftauchen (Penisnerv), den Verdacht auf somatogene[1]) Entstehung ohnehin nahelegen kann. — Ob freilich mit diesem Zusammenklang allgemeinere Gesetzlichkeiten aufgedeckt sind, bleibe dahingestellt.

b) Man darf solche aber vermuten, wenn man an Stelle der bisher betrachteten Ein- und Rückwirkungsart zwischen den phyletischen und ontogenetischen Änderungen nochmals das System ihrer Einzelfälle überblickt; wie es, mit der Absicht, noch kurz den in der Embryogenese wirkenden Ursachen dann nachzugehen, hier rekapituliert sein möge.

Änderungen von zweierlei Art konnten wir unterscheiden: Weiterführung von schon Angebahntem, und Neuschöpfungen. Da finden wir nun vollkommen parallel hierzu das ontogenetische Geschehen in zwei gegensätzlichen Formen ausgeprägt. Zielsicher, konstant zeigt es sich im ersten Falle, bis zur Vollendung wird bei jedem Individuum der fragliche Prozeß durchgeführt — ich erinnere an

1) Die innere Zwiespältigkeit dieses Begriffs, an die wir hier rühren, fällt außer den Bereich vorliegender Arbeit.

die Penisverlagerung, an die Verschmelzung der bei *Pter.* verklebten Nerven. Die Kraft der als Orthogenesis zum Ausdruck gelangenden Tendenz ist, gemessen an ihrer ontogenetischen Wirksamkeit, bei der neuen Gattung augenfällig gestiegen. Dagegen sahen wir das Entwicklungsgeschehen schwankend, in wechselnden Richtungen in den einzelnen Individuen tätig, wo wirklich neue Eigenschaften vorlagen: deren Entstehen war gewöhnlich von beträchtlicher Variabilität begleitet. Im Kap. I stehen dafür viele Beispiele. Daß sie sozusagen letzte Schwankungen um die Ruhelage vor der Erstarrung bedeuteten, dafür sprechen jedoch die Befunde nicht; denn bei *Pter.* schon variable Gebiete behalten bei *Firol.* diese Eigentümlichkeit unverändert bei (vgl. labiales usw.). Andererseits sind hier zwei Unterfälle, wenn auch nicht so scharf, auseinanderzuhalten: denn unter den beobachteten Beispielen war die Variabilität nicht nennenswert bei Fällen von einfacher Verlagerung eines Seitenasts (Front. I aufs Hirn; Jugul. lat.); stärker schon bei der des Supraintestinalganglions auf die andere Herzseite (doch nur an seinen Nerven spürbar); außerordentlich viel größer, und auch absolut sehr bedeutend, aber erst bei Wegfall oder bei neuen Verschmelzungen von Nervenstämmen. Vielleicht dürfen wir also genauer die Erregung der Variabilität mit Verkümmerungserscheinungen in gesetzmäßigen Zusammenhang bringen. Vorläufig wichtiger, und dazu sicherer ist aber die Tatsache, daß erhöhte Variabilität der Artneubildung nicht nur vorausgehen, sondern in der Folge bestehen bleiben kann.

c) Diese Variabilität nun auch hinsichtlich ihrer entwicklungsmechanischen Ursachen, soweit es sich tun läßt, zu analysieren, kehren wir endlich nochmals zu den Pleuro-Pedovisceralverbindungen als ausgeprägtestem Beispiel zurück.

Nur das ergibt sich. Während sonst überall bei Berührung Verschmelzung statthat, wird sie wie besprochen an vielen Individuen in Herznähe streckenweise unterlassen, da wo sie bei anderen erfolgt. Der Typus VI nur (oder eigentlich erst VIa) zeigt sie soweit ausgedehnt, wie es möglich ist (vgl. Fig. 14); bei allen anderen bleiben wechselnde Nerven frei, und unverschmolzen mit dem Gesamtverband hinter der Aortenumschlingung. Lösung vom einen geht dabei mit Anfügung an die anderen meist Hand in Hand; auch kann zu solchem Behuf sogar verfrüht eine Lösung (des linken Pleurovisceralconnectivs vom rechten) stattfinden. Aber daneben geschieht es auch, daß losgelöste Nerven isoliert weiterlaufen

(Fig. 12 *rpl* z. B.) — also Lösung ohne Neuverschmelzung! So daß hier scheinbar Ausnahmen von der phyletischen Tendenz hervortreten.

Diesen Zwiespalt aber überbrückt nun doch die zwar nicht empirisch bekannte, indessen wieder mit Sicherheit soweit erschließbare Genese. Die fraglichen Stränge wachsen ja zunächst nach Körperseiten getrennt zwischen den Pedal- und Visceralganglienanlagen aus; und variabel kann augenscheinlich vor allem die Richtung sein, in der die einzelnen auf ihre Nachbarn zustreben. Nur was dann in annähernd paralleler Lage sich berührt, kann verwachsen: darauf nur zielt ja das allgemeine Gesetz. Nicht also diese Verschmelzungsregel zeigt sich hier erschüttert; sondern auf wachstumregulierende (-richtende) Gründe als Quelle der Variabilität werden wir hingewiesen. Und nichts bliebe zu suchen, als eine unbekannte entwicklungsmechanische Ursache für solche Richtungslabilität, — wenn deren Ergebnis eine gleiche prozentuale Verteilung der Varianten, oder richtiger eine nach der „Wahrscheinlichkeit" jeder Einzelvariante bei derartigem Entstehensmodus wäre.

Doch wie wir sahen (Kap. II), liegen die Verhältnisse anders. Fast alle Tiere gehören den 3 Haupttypen an; die Hälfte etwa dem *Pter.* am nächsten Stehenden. Dazwischen aber treten andererseits doch alle denkbaren Varianten in Einzelindividuen auf! Und dabei zeigen schließlich Fälle, in denen seltenere Varianten nur gemeinsam in demselben Fang gefunden wurden (dasselbe wiederholt sich an anderen Merkmalen), daß strenge Vererbung offenbar stattfindet.

Zusammengehalten scheinen mir diese Tatsachen sehr merkwürdig. Diese annähernd parallel auswachsenden oder von der Haut eines kleinen Larvenbezirks sich loslösenden Nervenstämme gehorchen also in ihren feineren Wachstumseigentümlichkeiten, ihren Spaltungen und Annäherungen einem bestimmten Individualgesetz, das ihre Bewegungen reguliert. Sie verfahren fast so präzis dabei, wie die Blastomeren eines determinativen Keims, bei jedem einzelnen Individuum; aber ganz verschieden bei verschiedenen Individuen! Und obwohl meist gebunden an eine bestimmte kleine Auswahl von Marschrouten, finden sich doch nicht selten Exemplare, die davon mehr oder minder sich frei gemacht haben, Varianten von Varianten also, oder gar völlig allein stehende Kombinationen. Welche Art von entwicklungsmechanischen Ursachen mag es sein, die solche Mannigfaltigkeit erzielen und beherrschen?

Eines immerhin läßt sich m. E. von ihnen sagen: daß sie kaum den corpusculären Erbeinheiten ähnlich sehen werden, die viele

Forscher für die Erblichkeit der einzelnen Merkmale verantwortlich machen. Streng nach Klassen geschiedene Faktoren können es nicht gut sein, weil diese Vorstellung dem Entstehen jeder denkbaren Kombination nicht gerecht würde — ganz abzusehen von der dabei eintretenden Nötigung, einen Bestimmer für die erneute Verbindung z. B. des rechten Pedovisceralstammes mit den Metapodiales anzunehmen, einen für dasselbe seitens des linken Pleurovisceralconnectivs, einen für das rechte, wieder andere für verfrühte Spaltung hier, für Entsprechendes dort: kurz für alles, was an Einzelelementen in dem System, auch nur der häufigen Kombinationen, sich schon unterscheiden läßt. — Die so zeitgemäßen Enzyme oder andere Katalysatoren scheiden ganz aus; denn wie sollten sie solchen in engem Bezirk sich differenzierenden und auswachsenden Nerven ihre Richtung vorschreiben, beim einen Tier so, im anderen anders! Dieses Gemisch so vieler mannigfaltig variabler Einzelstrecken und -punkte läßt jede corpusculär-präformatorische Idee scheitern, sobald man sie an ihm versucht; während es doch durch Erblichkeit und Bevorzugung von Normaltypen deutlich genug die Determiniertheit des Einzelfalls zeigt. Es bleibt somit als Erklärungsmöglichkeit für heute wohl nur die Annahme von einer Verknüpfung zweier oder mehrerer entwicklungsfördernder Prozesse übrig, wodurch von Stufe zu Stufe in wechsel- oder einseitiger Auslösung der Ablauf geregelt, und je nach den Ausgangsmaterialien modifiziert wird. Es möge z. B. ein chemischer Prozeß im sprossenden Nerven die Wachstumsgeschwindigkeit beeinflussen, diese je nach ihrer Größe früh oder später zur Spaltung führen, Spaltungswinkel vielleicht zugleich bestimmend, und diese Gabelung wieder auf den Ablauf jenes Prozesses durch begleitende Verflüssigung oder Ähnliches zurückwirken: so könnte ich mir Verhältnisse wie die geschilderten allenfalls reguliert denken. Doch dürfte es kaum erwünscht sein, solche Vorstellungen nun hier bereits weiter auszubauen, ehe unsere Methodik uns Mittel zur praktischen Untersuchung an die Hand gibt. Nur auf die in der studierten Gruppe manifestierte lebendige Warnung vor präformationistischer Glaubensrichtung sollte doch hingewiesen werden.

Sie aber wird schließlich noch lauter erhoben von den Symmetrieverhältnissen des Nervensystems. Ich meine die meist absolute Gleichheit in der Ausbildung komplizierterer oder sonst charakteristischer Nervenbilder rechts und links im gleichen Individuum. Besonders die Jugulares mit der ventralen Anastomose und ihrem vorderen Ansatznerv am Cerebrobuccalconnectiv (s. Kap. I, S. 521) sind

ein gutes Beispiel. In jedem Detail, der Dicke jedes der vielen kleinen Abschnitte (vgl. Fig. 2) identisch findet man die Körperseiten, wenigstens bei der großen Mehrzahl der Tiere! Während verschiedene Individuen in der Regel deutlich unterscheidbaren, oft sogar recht stark verschiedenen Habitus haben. Jedoch die Hauptsache bleibt auch hier: daß eine kleinere Zahl davon rechts und links ungleich ausgebildet sind! Wie ließe sich das mit den herrschenden „Vererbungssubstanzen" reimen?? Nehmen wir solche an, so wäre ja doch durch jene Identität beider Seiten bewiesen, daß diese Substanzen durch ihre Wirksamkeit imstande seien, das feinste Detail zu bestimmen — und zwar genau und sicher zu bestimmen: geht doch die Zahl solcher beidseitig gleicher Fälle bis zu 90 % aller vorhandenen! Dann würde aber starke Differenz am gleichen Tier nur möglich sein, wenn die Determinatoren beider Seiten selbst verschieden wären. Sind aber gar, was häufiger vorkommt, die Seiten zwar im allgemeinen gleich, doch in einem Detail nicht: so brauchte jenes Theorem ja die Notannahme sonst gleicher Faktorenkomplexe, in deren einen sich ein fremder Bestimmer eingeschlichen hätte, ohne dadurch die Wirkung der anderen Faktoren seiner Körperseite zu beeinflussen — Postulate also, für deren Erfülltsein mir im Entwicklungsablauf nicht der leiseste Beobachtungsgrund zn sprechen scheint. Vor allem aber würden auch hier wieder ganze Schaaren von Bestimmern, schon für so kleine Bruchteile der Gesamtorganisation, erfordert. Es ist also dieses Neben- und Ineinander von Gebundenheit und Freiheit, das zwischen den symmetrischen Hälften des Nervensystems sich geltend macht, sehr schwer mit allen Determinantenlehren, wie mir scheinen will, zu vereinigen; und dadurch indirekt ein Zeugnis für mehr epigenetischen Charakter des Entwicklungsgeschehens. — Soviel nur sei, als letztes und entlegenstes Ergebnis unserer Analyse, hierüber in Kürze noch angedeutet.

Literaturverzeichnis.

1. L. Brüel, Über das Nervensystem der Heteropoden. I. Pterotrachea, in: Zool. Anz., Vol. 45, 1915.
2. A. P. Henchman, The origin and development of the central nervous system Limax max., in: Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 20, 1890.
3. R. Leuckart, Zoolog. Untersuchungen, Heft 3, Gießen 1854.
4. J. Meisenheimer, Entwicklung von Limax max., II. Teil, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, 1898.
5. —, Entwicklungsgesch. von Dreissensia polymorpha, ibid., Vol. 69, 1901.
6. E. Reupsch, Beiträge zur Anat. u. Histol. der Heteropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 102, 1911.
7. J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 35, 1881.
8. J. J. Tesch, Das Nervensystem der Heteropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 105, 1913.

Erklärung der Abbildungen.

ag Genitalarterie
an ventrale Kopfanastomose
aoc Aorta cephalica
aov Aorta visceralis
ap Pedalarterie
br Kiemennerv (N. branchialis)
cebu Cerebrobuccalconnectiv
cebu. 1 erster Ast an ihm
cepd Cerebropedalconnectiv
da Darm
dl Nervus dorsolateralis
do. pr Nerv. dorsalis proboscidis
ei Eingeweidesack (Nucleus)
ep Epidermis
fl Flosse (Deutopodium)
fr Nerv. frontalis
fr. 1 dessen erster Ast
ga Gallertinnenschicht
gsb Ganglion subintestinale
gsp Gangl. supraintestinale
h Herzkammer
io Nerv. infraorbitalis
jug. Nerv. jugularis
jug. a sein Ramus anterior
jug. l sein Ramus lateralis
jug. p sein Ramus posterior
jug. p. 1 der erste Ast am Ram. post.
kr das „Kreuz" am Treffpunkt von *cebu. 1* und *an*
li Linse
lpdv linke Pedovisceralanastomose
lpl linkes Pleurovisceralconnectiv
met Nerv. metapodialis
met. 1. l sein erster linker Ast
met. 1. r sein erster rechter Ast
met. 2 sein zweiter Ast
mu Muskelhaut
nu Nerv. nuchalis
os Nerv. osphradicus
pdld rechter Nerv. pedalis lateralis
pdm. 1 des rechten Nerv. pedalis medialis ramus anterior
pea Nerv. pectoralis anterior
pep Nerv. pectoralis posterior
pro Nerv. praeorbitalis
ret Retina
rpdv rechte Pedovisceralanastomose
rpl rechtes Pleurovisceralconnectiv
sens sensorischer Abschnitt des Gangl. cerebrale
sta Statocyste
suba Nerv. subocularis ramus anterior
subp Nerv. subocularis ramus post.
sus Nerv. suspensorius
tea Nerv. tergalis anterior
tep Nerv. tergalis post.
v Vorhof des Herzens
vi Visceralcommissur

Tafel 12.

Fig. 1. Ursprünge der rechten Hälfte der Kopfnerven und z. T. ihr Verlauf bei *Firoloida kowalevski* von unten betrachtet, nach Totalpräparat. Nur die Ursprungsstelle der nervi stat. und infroorb. am Gangl. sens. ist verdeckt.

Fig 2. Nerv. jugularis und die ventrale Kopfanastomose der linken Körperseite von *Firol. kow.*, nach Totalpräp.

Fig. 3. Pedalganglion von rechts (Individuum mit freiem rechten Pleurovisceralconnectiv). *an 1* Anastomose zwischen N. pector. post. und 1. Ast d. N. suspensor. *I, II* erster, zweiter Ast am N. suspensorius. *1, 2, 3* erster bis dritter Aufhängemuskel der Flosse *fl.*

Fig. 4. Kopie der Textfigur 18 von Tesch (loc. cit.) [*a* Supraintestinalgangl., *b* Subint.gangl.]. *2* „abgespaltener Zweig" von *1*; *3* nach dem hinteren, *4* dem vorderen Visceralgangl., *5* nach dem Osphradium, *6* Visceralcommissur, *7* Nerv nach der Niere, *8* zwei Nerven nach dem Visceralnucleus.

Fig. 5. Verlauf des Kiemennervs (*br*) bei *Pter.* (*a*) und *Firol.* (*b*), schematisch je auf einen Querschnitt projiziert (von vorn betrachtet: rechts also linke, links rechte Körperseite).

Tafel 13.

Fig. 6. Intestinalganglien, Pleurovisceralconnective (*rpl, lpl*) und Pedovisceralanastomosen (*rpdv, lpdv*) bei *Pterotrachea* von rechts, Totalpräp.

Fig. 7. Dasselbe von *Firol. kow.*, Verschmelzungstypus I, nach Totalpräp. Visceralcommissur.

Fig. 8. Dasselbe von *Firol. kow.*, seltener Fall rudimentärer Verschmelzung (Variante zu Typus III). Totalpräp.

Fig. 9. *Firol. kow.*, Typus Ia. Totalpräp. Visceralcommissur.

Fig. 10. *Firol. kow.*, Typus II. Totalpräp. Visceralcommissur.

Fig. 11. *Firol. kow.*, Typus III. Totalpräp. Visceralcommissur.

Fig. 12. *Firol. kow.*, Typus IV. Totalpräp. Visceralcommissur.

Fig. 13. *Firol. kow.*, Typus V. Totalpräp. Visceralcommissur.

Fig. 14. *Firol. kow.* Typus VI. Totalpräp. Visceralcommissur.

Fig. 15. *Firol. kow.*, atypisches Exemplar hinsichtlich des Verschmelzungsmodus. Darm kürzer abgeschnitten gezeichnet wie auf den Fig. 7—14. Nach Totalpräp. Visceralcommissur.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Bedeutung des Darmes von Helix pomatia.

Ein Beitrag zur vergleichenden und allgemeinen Physiologie der Resorption.

Von

H. J. Jordan und **H. Begemann.**

Aus der physiologischen Abteilung des Zoologischen Institutes der Universität zu Utrecht.

I. Phagocytose und Bau der Verdauungsorgane.

a) Im allgemeinen.

Die phylogenetisch älteste Form der Stoffaufnahme in den Verdauungsorganen ist Phagocytose. Unverdaute Nahrungsteilchen werden durch Zellen, welche sich an der Bildung der Darmwand beteiligen, aufgenommen, d. h. amöboid gefressen, um dann intracellulär verdaut zu werden. Nachdem die Nährstoffe innerhalb einer Vacuole aufgelöst worden sind, werden sie durch die Vacuolenmembran hindurch in das Cytoplasma der Phagocyte aufgenommen, um von da den benachbarten Zellen oder dem Blute übermittelt zu werden. Kurz die (eigentliche) Verdauung und Aufnahme in das Plasma ist bei „niedrigen“ Tieren eine zellindividuelle Leistung. Verdauungsphagocytose konnte bisher (von einigen zweifelhaften Fällen abgesehen) festgestellt werden bei (Protozoen), Schwämmen, Cölenteraten, Plattwürmern, Schnecken und Muscheln. Es wurde

anderen Ortes [1]) darauf hingewiesen, daß diese Tiere auch bezüglich anderer Organisationsverhältnisse zu einer „niedrigen" biologischen Gruppe gehören. Ihnen gegenüber stehen vor allem die Anneliden, Arthropoden und Vertebraten. Soweit wir unterrichtet sind findet bei diesen letzteren Formen die uns hier beschäftigende Leistung wie folgt statt: verdaut wird (durch Fermente) im Darmlumen, und das Produkt dieser Verdauung wird durch „echte Resorption" dem Blute übergeben. Was „echte" Resorption ist, lernen wir weiter unten kennen. Der Unterschied in der Organisation, soweit er die Verdauung betrifft, äußert sich schon in der makroskopischen Anatomie der Verdauungsorgane, worauf hier zum erstenmale hingewiesen werden soll. Dies soll jedoch zunächst nur skizzenhaft geschehen und einzelstehende Fälle nicht besprochen werden.

Die Phagocytose setzt einen innigeren Kontakt zwischen Darmzellen und Nahrungsteilen voraus, als echte Resorption: diese, eine Verarbeitung verflüssigter, jene, die Phagocytose, eine Aufnahme fester, wenn auch meist mehr oder weniger fein verteilter Stoffe. Bei der Resorption wird durch die Eigenart des Geschehens selbst die zu resorbierende Flüssigkeit in den Bereich der resorbierenden Zellen gebracht, bei Phagocytose muß die Zelle dahingegen die Nährstoffe aufsuchen. Die Organisation der in Frage stehenden Tiere paßt zu diesem Postulate. Bei der resorbierenden Gruppe finden wir im großen und ganzen den weiten Darm, geeignet zur Verarbeitung von Flüssigkeiten, geeignet ferner um die Nahrungsmassen vom Magen zum After zu leiten ohne der Verdauungstätigkeit Abbruch zu tun.

Ganz anders die phagocytierenden Tiere.

Zunächst möchten wir an folgendes erinnern: Die Schwämme etwa nehmen eine Nahrung auf, die so fein verteilt ist, daß sie ohne weiteres durch die Phagocyten aufgenommen werden kann. Anders bei den Cölenteraten. Hier dient große Beute als Nahrung, und es wurde früher gezeigt [2]), daß, mit Hilfe eines Ferments, das außerhalb der Zellen seine Wirkung entfaltet, diese Nahrung in einen Haufen kleiner phagocytierbarer Teile verwandelt wird, die dann ihrerseits intracellulär verdaut werden. Diese Kombination einer vorbereitenden extracellulären mit intracellulärer Verdauung finden wir bei allen Vertretern unserer Gruppe mit großer Nahrung, d. h. bei

1) Jordan, H., in: Biol. Ctrbl., Vol. 37, 1917, p. 578.
2) Jordan, H., in: Arch. ges. Physiol., Vol. 116, 1907, p. 617.

allen Formen, die nicht von kleinen Nahrungspartikeln („Mikrotrophon") leben.[1]) Kehren wir nun zum anatomischen Bau der Verdauungsorgane zurück und betrachten wir als Beispiel etwa einen polycladen Strudelwurm. Die Nahrung gelangt aus dem Pharynx in den sog. Magen, woselbst die Vorverdauung stattfindet, um von da in Form kleiner Partikel in die Darmzweige transportiert zu werden. Diese Darmzweige sind äußerst eng, und wenn die Nahrung eingetreten ist, dann ist — infolge entsprechender Bewegung der Phagocyten — von einem eigentlichen Lumen keine Rede mehr. Solche Darmzweige kommen für den Abtransport der gröberen Verdauungsrückstände nicht in Frage. Die Erfahrung lehrt bekanntlich, daß die Verdauungsrückstände, deren Hauptmenge im Magen blieb, durch den Mund entleert werden. Ganz ähnlich liegen die Dinge bei den Cölenteraten, doch ist es für uns nicht notwendig, dies hier auszuführen.

b) *Helix pomatia.*

Es ist nunmehr unsere Aufgabe, die Organisation der Schnecken als Ausdruck ihrer Leistung kennen zu lernen. Biedermann und Moritz[2]) hatten die bemerkenswerte Tatsache gefunden, daß der Kropfsaft von *Helix* keinerlei Protease enthalte, obwohl die Tiere recht wohl verfüttertes Eiweiß aufzunehmen (zu „assimilieren") imstande sind. Vergeblich hatten beide Forscher, und späterhin, auf Veranlassung von Biedermann, Mangold eine Erklärung für dieses Fehlen gesucht. Dahingegen schienen einige Untersuchungen an anderen Gastropoden Licht auf dieses scheinbar widerspruchsvolle Verhalten zu werfen. Daß die Mitteldarmdrüse der Gastropoden das eigentliche Aufnahmeorgan sei, hatten Biedermann und Moritz gezeigt. Bei anderen Gastropoden[3]) und bei Muscheln[4]) wurden nun Nahrungsbestandteile (bei *Mytilus galloprovincialis* durch List auch verfütterte Tusche) innerhalb der Zellen dieser „Drüse" gefunden

1) Muscheln leben von Partikeln, haben aber nichtsdestoweniger auch Vorverdauung (Krystallstiel).

2) Biedermann, W. u. Moritz, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899, p. 1 (auch Vol. 73, 1898, p. 219).

3) Brüel, L., Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von *Caliphylla mediterranea* Costa, Habilitat., Phil. Fak., Halle 1904. — Enriques, P., in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 281.

4) List, H., Die Mytiliden des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, No. 27, 1902.

und hierdurch auch bei diesen Tieren Phagocytose sichergestellt. Jordan [1]) fütterte *Helix* mit Brotbrei, dem Karminpulver zugesetzt worden war, und fand dann in den „Resorptionszellen" Biedermann's zahlreiche Karminkörner.

Hierdurch war das Eiweißverdauungsvermögen ohne extracelluläre Protease bei diesen Tieren verständlich gemacht worden. Denn eine intracelluläre Protease ist in der Mitteldarmdrüse leicht nachzuweisen. Das war schon Biedermann und Moritz [2]) gelungen; ohne daß sie freilich die Bedeutung dieses Befundes damals hätten verstehen können. Die einfachste Weise, um diese Protease sichtbar zu machen, ist die, daß man ein Stück der Mitteldarmdrüse nach Abderhalden's Verfahren in eine sehr konzentrierte Lösung von Seidenpepton (auf dem Objektträger unter Deckglas) einlegt. Nach einiger Zeit bilden sich Tyrosinkrystalle.

Nebenbei sei bemerkt, daß auch bei marinen, carnivoren Schnecken Karminphagocytose nachzuweisen war. Derartigen carnivoren Gastropoden fehlt keineswegs eine extracelluläre Protease (Vorverdauung der tierischen Beute, wie bei den Cölenteraten), doch kann man sich leicht, auch ohne quantitative Methoden, davon überzeugen, daß diese Proteasen viel weniger energisch wirken als der eiweißverdauende Saft etwa eines Krebses.

Im Zusammenhange mit der Phagocytose steht bei den Schnecken, speziell bei *Helix* — auf die wir uns nunmehr wieder beschränken —, der Bau der Verdauungsorgane. Wie bei den Polycladen finden wir bekanntlich auch hier eine Erweiterung des Darmes, in welcher die Vorverdauung stattfindet, den Kropf und den „Magen", die bei *Helix* in dieser Hinsicht eine physiologische Einheit bilden dürften.[3]) Wie bei den Polycladen gelangt die Nahrung vom Magen aus in ein System englumiger Blinddärme, geeignet zur Phagocytose, ungeeignet um den Nahrungsstrom in seinem vollen Umfange nach dem After zu leiten. In Übereinstimmung mit dieser Überlegung geschieht denn auch hier die Abfuhr der Nahrung durch ein besonderes weites Rohr, den Darm.

---

1) Jordan, in: Arch. néerl. Physiol., Vol. 2, 1918, p. 471. Aus der Natur, 1916, p. 49.

2) Biedermann, W. u. Moritz, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 73, 1898, p. 219.

3) Im Gegensatz zu denjenigen marinen Schnecken, welche ihre Nahrung total verschlingen, z. B. *Pleurobranchaea*. Siehe Hirsch, G. Chr., in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Physiol., 1915, p. 359.

Wenn man die Verdauungsorgane der Gastropoden mit denjenigen der Polycladen vergleicht, so ist es gerade dieser Darm, der den wesentlichsten Unterschied ausmacht. Dieser Darm, der ein Erbrechen der Faeces unnötig, einen kontinuierlichen Nahrungsstrom vom Munde zum After möglich macht, so daß zugleich ein Teil dieser Nahrung in die Mitteldarmdrüse eindringen und der Phagocytose anheimfallen kann. Kein Wunder, daß die Physiologie dieses Darmes die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich zog. Weder Cuénot noch Biedermann und Moritz konnten bei diesem Darme irgendwelche histologischen Zeichen einer resorptiven Tätigkeit entdecken. Die „indifferenten" Epithelzellen nehmen weder verfüttertes Fett (Biedermann und Moritz) noch Eisen (Cuénot) auf. Wir aber konnten uns überzeugen, daß die genannten Zellen auch zur Phagocytose nicht befähigt sind. Dahingegen hatte Simroth Zweifel an der Bedeutungslosigkeit des Schneckendarmrohres geäußert, da ihm die Länge dieses gewundenen Rohres sonst unerklärlich schien, nicht weniger der Zusammenhang, der zwischen Darmlänge und Lebensweise auch bei vielen Schnecken besteht.

II. Resorption im allgemeinen.

Ehe wir nun zur Besprechung unserer Resultate übergehen, welche jene Frage nach unserer Meinung lösen, müssen wir uns über den Begriff „Resorption" klar werden.[1])

1. Die Membranpermeabilität. Epithelien, denen keinerlei resorptive Funktion zukommt, pflegen total semipermeable Membranen zu sein. Wir erinnern nicht nur an die Haut der Wirbellosen oder der Amphibien (Overton), sondern vor allem an den Darm (Enddarm) von *Astacus fluviatilis.*[2]) Jordan[3]) hatte 1904 gezeigt, daß der lange Enddarm von *Astacus* keinerlei resorptive Funktion besitze, und später mit Lam gefunden, daß dieser Darmteil durchaus semipermeabel, d. h. lediglich durchlässig sei für Wasser, nicht aber für irgendwelche gelösten Stoffe (Salze, Traubenzucker usw.).

Dahingegen sind Epithelien, deren Aufgabe es ist, zu resorbieren,

---

1) Da dieser Aufsatz auch für rein morphologisch ausgebildete Zoologen von Bedeutung sein dürfte, so mußte in diesem Abschnitt Bekanntes mit zur Darstellung kommen.

2) Jordan u. Lam, in: Tydschr. nederl. dierk. Vereen. (2), Vol. 16, p. 281.

3) Jordan, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 101, 1904, p. 263.

ein für allemal für solche gelösten Stoffe permeabel, auch dann, wenn man sie unter Bedingungen untersucht, unter denen sie zu resorbieren nicht mehr imstande sind. Wir haben uns hiervon am Mitteldarm des Frosches überzeugt, wie wir weiter unten noch ausführen werden.

2. Was ist Resorption?[1]) Die physikalische Durchlässigkeit für gelöste Stoffe ist eine Bedingung für die Resorption, hat jedoch nichts mit ihr selbst zu tun. Echte Resorption ist durch folgende Erscheinungen charakterisiert.

a) Resorption ist von Osmose durchaus unabhängig. Echte Resorption kann stattfinden ohne, ja gegen osmotisches Gefälle. (Normalerweise ist bekanntlich der Darminhalt blutisotonisch.)

b) Echte Resorption ist die Erscheinung, daß der gesamte flüssige Darminhalt in das Blut (von der Fettresorption reden wir hier nicht) transportiert wird. Unter Ausschluß von Diffusionserscheinungen geschieht dies ohne Konzentrationsänderung der transportierten Flüssigkeit. Sobald jedoch die Bedingungen für Diffusion gegeben sind, so findet diese neben der Resorption statt.

c) Der Flüssigkeitstransport, den wir Resorption nennen, ist streng polarisiert, er findet lediglich statt in der Richtung vom Darmlumen zum Blut. Andererseits verhindern resorbierende Epithelien den Durchtritt von Körperflüssigkeiten in den Darm.

d) Alle diese Erscheinungen finden lediglich so lange statt, wie die Darmzellen leben, der tote Darm verhält sich — wie gesagt — wie eine Diffusionsmembran.

e) Resorption bedingt — entsprechend der geleisteten Arbeit — erhöhten Sauerstoffverbrauch durch den Darm.

III. Untersuchungen am Kropf und am Darme von *Helix pomatia* sowie am Darme von *Rana*.

a) Versuche in Vitro. Därme von *Helix* und *Rana* werden herauspräpariert, mit einer bestimmten Menge blutisotonischer

1) Nach Cohnheim's Untersuchungen (Cohnheim, O., in: Ztschr. Biol., Vol. 36, p. 129; Vol. 37, p. 443; Vol. 38, p. 419; Vol. 39, p. 1. Ztschr. physiol. Chem., Vol. 35, p. 396 (*Octopus*), Vol. 33, p. 9 (*Holothuria*).

Traubenzuckerlösungen gefüllt und in gut ventilierte Ringer'sche Lösung (blutisotonisch für *Helix* und *Rana*) gebracht, welche sich in einem kleinen Glaszylinder befindet. Untersucht wird nach einer bestimmten Zeit die Flüssigkeitsmenge im Darm sowie qualitativ und quantitativ der Traubenzucker in der Außenflüssigkeit. In einer weiteren Reihe von Versuchen wird das Verhältnis umgekehrt und nunmehr Ringer-Lösung in das Darmlumen, der Darm aber in isotonische Traubenzuckerlösung gebracht. Wir erhielten folgende Resultate.

1. Der Darm von *Helix*[1]) ist — im Gegensatz zum Darm von *Astacus* — nicht semipermeabel; er läßt unter den beschriebenen Verhältnissen Salze und Zucker hindurch.

2. Der Darm von *Helix* und derjenige von *Rana* verhalten sich in vitro in gleicher Weise. Sie sind (physikalische) Diffusionsmembranen, die ohne jede Polarität Salze und Traubenzucker durchlassen. Die Flüssigkeitsmenge, welche wir in den Darm brachten, finden wir auch nach langer Zeit (nach Tagen) unverändert[2]) wieder. Gewisse Unterschiede in der Permeabilität des Frosch- und Schneckendarms sollen uns weiter unten beschäftigen.

Hieraus ergab sich für uns die Tatsache, daß die angewandte Technik lediglich imstande ist, die physikalischen Eigenschaften der in Frage stehenden Därme festzustellen. Zur Untersuchung der physiologischen Eigenschaften unserer Epithelien ist sie unbrauchbar. Beim Hunde war Cohnheim allerdings imstande, die physiologischen Darmeigenschaften in vitro zu demonstrieren. Er brachte Darmstücke in Ringer-Lösung, der er rote Blutkörperchen zusetzte, worauf das Ganze gut mit Sauerstoff ventiliert wurde. Versuche am lebenden Frosch (in der zweiten Hälfte des April) überzeugten uns jedoch davon, daß bei Kaltblütern der Resorptionsprozeß so lange dauert, daß wir die Hoffnung aufgeben mußten, die Epithelien mit irgendwelcher Technik in vitro so lange am Leben zu erhalten. Wir entschlossen uns daher, fortan nur mit lebenden Tieren zu arbeiten.

---

1) Jordan u. H. J. Lam, in: Tydschr. nederl. dierk. Vereen. (2), Vol. 16, 1918, p. 281.

2) Kleine osmotische Unterschiede bedingen allerdings in der Regel eine kleine Veränderung des Gewichtes.

b) Versuche am lebenden Frosch.

Beim Frosch war das sehr einfach. Die Tiere wurden ventral eröffnet (nicht immer in Narkose, die durch Urethaninjektion oder Alkoholbad 10 % erzielt wurde), und der Darm freigelegt. In der Regel verwandten wir das ganze Stück Mitteldarm zwischen Ductus choledochus und Cloake. Dieses wurde nach entsprechender Abbindung und Reinigung von Darmparasiten, aus der Bürette mit bluthypo- oder -isotonischen Lösungen gefüllt, abgebunden, in die Leibeshöhle zurückgebracht und diese in üblicher Weise durch Vernähung der Bauchwand und der Haut geschlossen. Der Eingriff wird in allen Fällen außerordentlich gut vertragen.

Nach einiger Zeit (2—3 Tagen je nach Jahreszeit) tötet und öffnet man das Tier und findet den Darm völlig leer.

Bringt man vor der eigentlichen Füllung etwa eine halbe Stunde lang Zellgifte in den Darm (Fluornatrium 0,05 % oder Formol 2 %), dann unterbleibt jegliche nachweisbare Flüssigkeitsverminderung im Froschdarm, innerhalb 3 Tagen. Handelte es sich um Füllung mit Traubenzuckerlösung, so kann man durch Titrieren feststellen, daß ein Teil des Zuckers durch Diffusion den Darm verlassen hat, wie das auch bei unseren Versuchen in vitro (also am absterbenden Darme) der Fall war.

c) Versuche an der lebenden Schnecke.

α) Technik. Wir mußten uns zunächst auf den eigentlichen Mitteldarm beschränken. Wir füllten ihn vom „Magen“ aus (d. i. die blinddarm- oder knieartige Erweiterung des Darmes, in welche die Mitteldarmdrüse mündet). Die Abbindung aber mußte erfolgen hinter dem Magen (distal) — denn die eingefüllte Lösung durfte nicht in die Mitteldarmdrüse gelangen — und am Anus.

Ausführung des Versuches: Das Gehäuse wird mit einer kleinen Knochenzange vorsichtig entfernt und der Eingeweidesack eröffnet. Man macht den Einschnitt an derjenigen Seite der Wand dieses Sackes, die platt ist, und die zuvor der Schalenspindel anlag. (Hierbei wird der Spindelmuskel durchschnitten.) Nunmehr tritt der saftgefüllte Magen aus dem Einschnitte hervor. Haben wir ihn freigelegt, dann suchen wir seine Verbindung mit dem eigentlichen Mitteldarm auf, eröffnen den Magen und führen eine Glaskanüle in den Mitteldarm ein. Die Kanüle wird eingebunden. Es ist nicht

ratsam, den Darm hierfür frei zu präparieren, er ist außerordentlich zart. Für alle Ligaturen umstachen wir den Darm (auch am Anus) durch das ihn umgebende Gewebe, mit einer chirurgischen Nadel. Ist der Versuch dergestalt vorbereitet, dann wird der Inhalt durch Blasen aus dem Darme entfernt und dieser aus der Bürette gefüllt. Dies geschieht mit einer genau gemessenen Menge Traubenzuckerlösung, die blutisotonisch oder ein wenig hypotonisch ist. Die Füllung geschieht wie folgt. Die eingebundene Kanüle kommt an einen Gummischlauch, der in Verbindung steht mit der gefüllten Bürette und der selbst bis an den Quetschhahn gefüllt ist. Der Quetschhahn wird vorsichtig geöffnet, bis die Kanüle bis zur Mündung gefüllt ist, dann wieder geschlossen. Der Stand der Bürette wird abgelesen, sodann die Ligatur am Anus zugebunden, worauf bei geöffnetem Quetschhahn der Darm gefüllt wird. Die Füllung muß langsam erfolgen und darf nicht übertrieben werden. Man muß der Zuckerlösung Karminpulver zusetzen, um jedes Reißen des Darmes sofort wahrnehmen zu können. Schluß des Hahnes sowie Abbinden des Darmes und Entfernen der Kanüle vollendet die überaus schwierige Operation. Nunmehr kommt die Schnecke in eine feuchte Kammer, die man am besten mit Schneckenblut befeuchtet, und verbleibt 3 Tage hierin. Weiterer Wundverschluß dürfte unzweckmäßig sein.

Ohne große Blutverluste ist bei *Helix* diese Operation nicht ausführbar, daher verlieren die Tiere ihre Lebensfrische. Was wir erreichen können ist, daß sie 3 Tage lang und länger gut reflexerregbar bleiben [1]). Der Darm bleibt durchaus in seiner normalen Umgebung, eingebettet in das Gewebe der Mitteldarmdrüse.

Nach 3 Tagen wird die Schnecke eröffnet. Stets ist dann noch der Darm mit roter Flüssigkeit gefüllt. Vorsichtig bringen wir Mitteldarmdrüse mit Darm über ein tariertes Wägegläschen, durchschneiden die Ligatur am Rectum und lassen so viel wie möglich von der Flüssigkeit auslaufen. Der Rest wird durch Durchblasen gewonnen (Einführen einer Kanüle vom Magen her) und sodann der Darm ausgewaschen, das Waschwasser in einem besonderen Schälchen aufgefangen und erst nach der Wägnng, aber vor der Titrierung mit der Hauptflüssigkeit gemischt.

β) Ergebnisse am Mitteldarm. Alle Wägungen er-

---

1) Siehe daher unsere Resultate am Rectum, die ohne Blutverlust gewonnen, das gleiche Resultat ergaben (*γ*).

gaben die Tatsache, daß ein nennenswerter Flüssigkeitsverlust nicht stattgefunden hat.

Titrimetrisch[1]) aber konnten wir in allen Fällen feststellen, daß Zucker durch die Darmwand hindurch diffundiert war.

Es verhält sich der lebende Schneckendarm innerhalb des lebenden Tieres wie der tote Froschdarm, d. h. wie eine Diffusionsmembran ohne echte Resorption.

In der folgenden Tabelle findet der Leser einige unserer Versuchsergebnisse, die als Beispiel dienen mögen.

Tabelle.

	Lösung	Glukose	Lösung	Glukose	Lösung	Glukose
Eingebracht	1,3 ccm	42,8 mg	1,0 ccm	32,9 mg	0,65 ccm	21,4 mg
Zurückgefunden	1,05 ccm	35,9 mg	0,82 ccm	27,8 mg	0,57 ccm	19,4 mg
Verlust[2])	19 %	16 %	18 %	15,5 %	12 %	9 %
Zeitdauer	71 Stunden		68 Stunden		44 Stunden	
Organ	Kropf		Darm		Darm	

γ) Kropf und Rectum. Wir haben uns davon überzeugt, daß Kropf und Rectum sich verhalten wie der Mitteldarm. Auf eine Beschreibung der Technik der Kropffüllung verzichten wir. Erwähnt sei, daß Abbindung am Pharynx durchaus notwendig ist.

Wichtig ist dagegen das Verfahren, durch das wir imstande waren das Rectum zu füllen, unter Vermeidung von nennenswerten Blutungen. Man entfernt das Gehäuse nur bis zum hinteren, distalen Ende der Niere (beim kontrahierten Tiere). Man wählt Hungertiere, bei denen voraussichtlich das Rectum leer ist. Die Kanüle wird durch den Anus eingeführt. Alle Ligaturen werden durch Umstechung des Rectums mit chirurgischer Nadel ausgeführt, unter Vermeidung aller unnützer Verletzungen. Es gelingt hierbei (wenn auch nicht immer, zuweilen wird ein Lungenblutgefäß ange-

1) Schoorl, N., 1899, in: Tydschr. pharm. chem. tox., Vol. 11, p. 209 und Ztschr. angew. Chem., Vol. 12, p. 633.

2) Der Verlust an Lösung ist in Wirklichkeit noch kleiner, da der Gesamtinhalt des Darmes nicht zu erlangen ist. Zur Füllung des Darmes diente eine Lösung, die ein wenig hypotonisch war, um sicher zu sein, nicht durch Hypertonie getäuscht zu werden.

stochen), größere Blutung gänzlich zu vermeiden. In diesem Falle ist solch ein Tier noch lange nach der Operation durchaus munter. In allen unseren Versuchen blieb das Rectum tagelang voll, doch verschwanden etwa 50% der in der eingebrachten Lösung ursprünglich anwesenden Glukose.

IV. Diskussion unserer bisherigen Resultate.

Wir meinten in der Einleitung hervorheben zu müssen, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen den Verdauungsorganen der Polycladen und der Schnecken die Anwesenheit des Kanals sei, der bei Schnecken die Verdauungsrückstände aus dem Magen (und der Mitteldarmdrüse) abführt. Dieser Kanal ist, wie wir hörten, ein weites Rohr, dessen Epithel man in Bau und Leistung als indifferent bezeichnen kann. Es würde sich — wie beim Enddarm vom Flußkrebs — lediglich um einen Abfuhrweg handeln, wenn die Permeabilität des Schneckendarmes nicht eine andere wäre als diejenige des *Astacus*-Darmes. Die allgemein verbreitete Semipermeabilität der Epithelien ist hier nicht zu finden, der Schneckendarm ist permeabel wie ein resorbierender Darm, ohne doch selbst zu resorbieren. Unter allen Umständen gelangt ein Teil der gelösten Nahrungsstoffe per diffusionem aus dem Darm (und überhaupt dem gesamten Darmtrakt) in das Blut. So ist der Schneckendarm, zumal der gewundene Darm etwa von *Helix*, für die Stoffausnützung von Bedeutung.

Wir sind in der vergleichenden Biologie gewohnt Organe verschiedener Organisationsart, die aber für ihre Besitzer analoge Bedeutung haben nebeneinander zu stellen, als handele es sich nachweislich um eine Entwicklungsreihe mit „Übergängen“. Der erläuternde, didaktische Wert dieser Vergleichung ist zu groß, als daß wir darauf verzichten könnten; auch unabhängig von jeder phylogenetischen Spekulation. Hier nun erhalten wir folgende Reihe:

1. Reine Phagocytose (Protozoen, Spongien).

2. Phagocytose mit vorbereitender Verdauung in einem „Magen“ etc. (Cölenteraten, Turbellarien).

3. *Helix*: Zu den Organen der Vorverdauung und Phagocytose kommt der Darm, der die Nahrung leitet und als Diffusionsmembran eine Art von Hilfsaufnahme leistet.

4. Die höheren Tiere. Der weite und überdies permeable Darm ist nun gegeben, dessen Form — im Gegensatze zu den engen, phagocytierenden Blinddärmen — für echte Resorption in Betracht kommt. Bei höheren Tieren gibt es keine Phagocytose mehr, der weite Darm aber ist mehr als permeabel, er resorbiert. Wie in allen derartigen Reihen, sind die Unterschiede oder Sprünge zwischen den einzelnen Stadien viel größer, als es den Anschein hat. Das ist nun freilich bei den meisten phylogenetischen Reihen der Fall, was deutlich wird, wenn man sich nicht auf die morphologische Seite der Frage beschränkt.

Echte Resorption ist in ihrem ganzen Wesen zu rätselhaft, als daß wir den resorbierenden aus dem permeabelen Darm ableiten könnten. Wenn wir auch sogleich einige hierhergehörige histophysiologische Tatsachen noch kurz andeuten werden, so ist doch daran festzuhalten, daß zur richtigen Beurteilung der Unterschiede zwischen unseren beiden letztgenannten „Stadien“ noch fast alles Material fehlt. Der Vorgang in den Phagocyten ist noch nicht hinlänglich aufgeklärt, zumal wissen wir noch fast gar nichts darüber, ob sie neben ihren phagocytären Vermögen auch zur echten Flüssigkeitsresorption imstande sind. Wir hoffen auf diese Fragen demnächst zurückkommen zu können. Damit hängt die Frage zusammen, ob für Gastropoden neben der Haut ein anderer Weg der Flüssigkeitsaufnahme in größerem Maße besteht. Endlich sei auf die Bedeutung eines rein permeablen Darmes, der gelöste Stoffe auch aus dem Blute nach dem Lumen durchtreten läßt, für die Blutbeschaffenheit hingewiesen.

Noch eine Frage bleibt zu erörtern: der Unterschied der Bedeutung der Mitteldarmdrüse bei den Mollusken und bei den „höheren“ Invertebraten. Da wir im folgenden verschiedentlich über die „Bedeutung“ von gewissen Strukturen reden müssen, so sehen wir uns veranlaßt, die Berechtigung von solcher „Bedeutung“ zu reden, darzutun. Hieraus soll, wie wir erhoffen, erhellen, daß wir keineswegs in „teleologische“ Spekulationen verfallen.

Von der „Bedeutung“ einer Struktur oder einer Organleistung wollen wir im folgenden nur dann reden, wenn diese Bedeutung sich aus dem notwendigen Zusammenhang mit anderen Strukturen oder Leistungen ergibt. Wenn eine bestimmte Struktur oder Leistung logischerweise als zu einer anderen gehörig erkannt werden kann und sie in der Tat stets im Zusammenhang mit ihr angetroffen wird, dann hat man ein Recht, von einer entsprechenden Bedeutung jener

Struktur oder Leistung zu reden. Denn durch den Hinweis auf die Vielheit notwendiger Faktoren, in ihrer bestimmten gegenseitigen Beziehung, die in der Tat in allen entsprechenden Fällen und nur in diesen anwesend sind, schließen wir Zufälligkeit aus. Nur wahrscheinliches Geschehen kann wissenschaftlich als zufällig anerkannt werden. Es gibt Fälle, in denen diese Sicherheit sich aus der Kompliziertheit des Gesamtorgans ergibt, andere aus dem Umstande, daß bei vielen Tieren das betreffende Zusammentreffen stets in gleicher Weise uns entgegentritt (vergleichende Methode).[1])

Wir hörten schon, daß für phagocytierende Darmteile die Enge des Lumens ein (logisches) Postulat sei, daß weiterhin englumige Kanäle als Bahn der Weiterleitung von Nahrungsmassen nicht in Frage kommen. Die Erfahrung lehrt uns, daß in der Tat in allen Fällen Phagocytose in englumigen Blinddärmen stattfindet. Man denke an Schwämme, deren Organisation nur durch diese Überlegung verständlich werden kann, an die Strudelwürmer; ferner auch an die Cönosark- und Radiärkanäle der Medusen. Bei den Actinien dient der Ort der Vorverdauung, der Magen, auch als hauptsächliches phagocytäres Organ. Hier finden wir die Gastralfilamente, die das Lumen des Magenraums je nach Umständen auszufüllen vermögen und an deren phagocytierenden Rand die Nahrung überdies festklebt. Bei Gastropoden und Lamellibranchiern treffen wir die scharfe Trennung an zwischen leitendem Darm und phagocytierendem System enger Coeca („Mitteldarmdrüse"). Somit wird uns die

---

1) Wenn nun auch die Erkenntnis, daß eine Struktur ein notwendiger Teilfaktor eines Gesamtgeschehens ist, uns ein Recht gibt, von ihrer entsprechenden „Bedeutung" zu reden, so soll das nicht heißen, daß wir umgekehrt die Bedeutung eines Faktors verneinen dürfen, nur weil er nicht als „Teilfaktor" erkannt werden kann. Wir werden in solchen Fällen die mögliche Bedeutung unbesprochen lassen. So ist z. B. die eigentliche „Bedeutung" der Typhlosolis des Regenwurmdarms zurzeit nicht feststellbar, wenn auch die Tatsache, daß durch sie die Darmoberfläche vergrößert wird, nicht zu bestreiten ist. Degegen ergibt sich die Bedeutung der Augenlinse unwiderleglich aus den anderen Teilen des Auges, in Zusammenhang mit denen sie stets gefunden wird. Die Linsenform ist keine zufällige Form eines zufällig durchsichtigen Epithels, sondern die Linse hat diejenige „Bedeutung", die wir einem Lichtbrechungswerkzeug zuzukennen gewohnt sind. Unser Gebrauch des Begriffes „Bedeutung" hat im übrigen durchaus nichts zu schaffen mit der Frage nach einer Erklärung des Entstehens jener Systeme von Faktoren mit typischer Bedeutung.

Bedeutung der Tatsache klar, daß bei diesen Tieren das Aufnahmeorgan (welches zugleich auch der Saftsecretion usw. dient) Drüsenform besitzt.

Hieraus ergibt sich aber auch, daß die Mitteldarmcoeca bei *Aphrodite*, Crustaceen und Insecten [1]) eine grundsätzlich andere Bedeutung haben als diejenigen der phagocytierenden Tiere. Jene nämlich treten auf in Zusammenhang mit Filtereinrichtungen, welche eine Trennung der verdauten Nahrung von den an Hartteilen reichen Rückständen bewirken. Die Coeca nehmen Filtrat auf, während der besonders geschützte eigentliche Darm die Rückstände abführt. [2])

Auf alle Fälle sind die Lumina aller dieser Coeca im Verhältnis viel weiter als bei den phagocytierenden Tieren. Kurzum, von einer Analogie zwischen den „Mitteldarmdrüsen" bei unseren beiden großen Tiergruppen dürfte keine Rede sein. Wir können uns auch aus diesem Grunde nicht entschließen, dem Beispiele Weinland's [3]) folgend, den Namen „Jecur" für die verschiedenen Arten von Mitteldarmcoeca zu benutzen. Dieses auch an und für sich nicht glücklich gewählte Wort weckte den Anschein, als habe man es mit mehr als einer durchaus oberflächlichen morphologischen Analogie zu tun.

V. Einige histo-physiologische Daten zur Frage der reinen Permeabilität und der echten Resorption.

Wir haben die Resorption — an der Hand fremder und eigener Untersuchungen — in scharfen Gegensatz gebracht zur physikalischen Permeabilität. Diesen Gegensatz können wir auch noch auf eine andere Weise deutlich machen. Wenn wir ein beliebiges Tier, bei dem echte Resorption vorkommt, mit Eisenpräparaten füttern und späterhin auf Schnitten durch den resorbierenden Darm das Eisen zur mikrochemischen Untersuchung in Berlinerblau verwandeln, dann stellen wir folgendes fest: 1. stets befindet sich Eisen in den resorbierenden Zellen; 2. wir finden das Eisen niemals diffus im Proto-

1) Die Mitteldarmcoeca von Spinnen und einigen anderen Tieren müssen unbesprochen bleiben, für ihre Beurteilung fehlt es an Material. Die Vorratscoeca von *Hirudo* (auch *Ixodes* usw.) haben keine Mitteldarmfunktion.

2) Jordan, in: Ztschr. ges. Physiol., Vol. 101, 1904, p. 263; Ztschr. wiss. Zool., Vol. 78, 1904, p. 165.

3) Weinland, E., Verdauung und Resorption bei Wirbellosen, in: Handb. Biochem. C. Oppenheimer, Vol. 3, 2, p. 299.

plasma, sondern in „Vacuolen“ (und nur da) zu „Körnchen“ zusammengeballt. Diese Ablagerung des Eisens ist ein Zeichen für das Stattfinden echter Resorption und ist bei reiner Permeabilität im toten Froschdarm oder im lebenden Schneckendarm niemals anzutreffen. In den letzterwähnten Fällen ergibt sich lediglich eine diffuse Durchtränkung des Cytoplasmas mit dem blauen Farbstoffe. Wir erhielten solche Präparate auf folgende Weise. 1. Das Darmepithel eines lebenden Frosches wird — wie oben beschrieben — abgetötet und (innerhalb des lebenden Tieres) mit Eisenlaktat gefüllt, um später in üblicher Weise mikrochemisch untersucht zu werden. 2. Der ausgeschnittene Froschdarm wird — mit Ringer gefüllt — in eine Ringer-Lösung mit Eisenzusatz getaucht. 3. Bei der Schnecke kann man in gleicher Weise in vitro oder intra vitam (Fütterung oder Füllung abgebundener Darmteile) arbeiten. Hier findet man dann nur Spuren diffuser Blaufärbung (trotz notorischen Eisendurchtritts), während die Froschdarmzellen stets sehr intensiv blau sind.

Daß diese Ergebnisse einige Aussicht eröffnet, einiges über den rätselhaften Zellvorgang zu erfahren, der die echte Resorption bewirkt, dürfte einleuchtend sein.

VI. Die Permeabilität für Rohrzucker.

Bekanntlich werden im Darme der Wirbeltiere Saccharobiosen nicht resorbiert. Cohnheim [1]) sagt hierüber folgendes (p. 318):

„Wir haben früher gesehen, daß die ganze Kohlehydratverdauung dazu führt, daß alle Zuckerarten vor ihrer Aufnahme ins Blut zu Monosacchariden werden; Disaccharide, die ungespalten ins Blut gelangen, werden als solche mit dem Harne entleert. Offenbar im Zusammenhange damit zeigt die Darmwand ein eigentümliches Verhalten, dessen Bedeutung klar, dessen Zustandekommen aber freilich ganz unaufgeklärt ist: es sind nämlich die einfachen Zuckerarten leicht, die Doppelzucker dagegen überhaupt nicht oder sehr schwer resorbierbar (Weinland, in: Ztschr. Biol., Vol. 38, 1899, p. 16, W. Reid, in: Journ. Physiol. London, Vol. 26, 1901, p. 427). Dabei sind die Löslichkeiten der einfachen und der Doppelzucker gleich, die Diffusionsgeschwindigkeiten fast gleich, und auch in den anderen physikalischen Konstanten besteht kein Unterschied. . . . Bei geschädigtem Epithel

1) Cohnheim, Otto, Die Physiologie der Verdauung und Ernährung, Berlin 1908.

verschwindet der Unterschied (in der Permeabilität für Glukose und Maltose)." Die Bedeutung dieser Tatsachen (nach unserer obigen Umschreibung dieses Begriffes) wird durch vergleichend physiologische Ergebnisse noch klarer. Schon Cohnheim [1]) hatte bei Holothurien eine Permeabilität des Darmes für Rohrzucker gefunden. Wir verglichen die Permeabilität für Rohrzucker des Schnecken- und des Froschdarmes in Vitro. In der Außenflüssigkeit wurde hierbei nach bestimmten Zeiten die Abwesenheit von Invertzucker festgestellt und sodann nach kochen mit Säure, mit Fehling auf Zucker reagiert. Zugleich wurden andere Därme mit Glukoselösung gefüllt und die Durchtrittszeit für Glukose festgestellt. Aus einer Reihe von Versuchen ergab sich, daß nach folgenden Zeiten zuerst deutliche Reduktion in der Außenflüssigkeit nachzuweisen war:

Rana			*Helix pomatia*		
Glukose	$1^1/_2$	Stunden,	Glukose	1	Stunde,
Rohrzucker	4	Stunden.	Rohrzucker	$1^1/_2$	Stunden.

Daß nach 4 Stunden bei *Rana* Rohrzucker durchgelassen wird, ist wohl dem Absterben des Epithels zuzuschreiben, doch zogen wir es vor in Vitro zu arbeiten, um uns vor Täuschung durch Darminversion zu schützen.

Wir ziehen aus diesen Tatsachen folgende Schlüsse:

Bei Vertebraten tritt die Impermeabilität für Saccharobiosen auf, gemeinsam mit dem Unvermögen, durch jedwede Vorderdarmverdauung aus Stärke oder Biosen (praktisch inbetracht kommende Mengen) Monosen zu machen. Bei allen daraufhin untersuchten Wirbellosen ist das anders. Schneckenspeichel sowie der Magensaft von *Helix* und *Astacus* können Saccharobiosen verdauen. Bei allen Wirbellosen aber finden wir eine Einrichtung, welche eine schnelle Aufnahme der in großer Menge im Vorderdarm entstehenden Monosaccharide verhindert: 1. Bei Tieren mit Phagocytose dürfte jede schnellere Aufnahme größerer Mengen in den Organismus ausgeschlossen sein. Der Diffusionsprozeß, den wir bei den Schnecken beobachteten, ist naturgemäß so langsam, daß von einer Überschwemmung des Blutes mit Kohlehydraten keine Rede sein dürften. 2. Bei den meisten [2]) „höheren" Evertebraten findet die

1) In: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 33, 1901, p. 9.

2) Die Ausnahmen können hier noch nicht besprochen werden. Meist handelt es sich um „Strudler" (Entomostraken), bei denen die Nahrungsverteilung schon durch ihre kontinuierliche Aufnahme in geringen Mengen erzielt wird.

erste Verdauung in einem impermeabelen „Magen“ oder „Kropf“ statt, einer Erweiterung des Vorderdarmes. Gewiß wirkt in diesem Magen stets dasjenige Fermentgemisch, welches die Verdauung einleitet und vollendet, im Gegensatze zum Vertebratenmagen. Allein auch hier dürfte es sich — nach unseren allerdings nicht zahlreichen und noch nicht ausgearbeiteten Erfahrungen — nur um eine Vorverdauung handeln. Denn die Produkte der fermentativen Spaltung werden nicht beseitigt! (Fehlen der Resorption.)

In allen Fällen, die wir im Auge haben, folgt auf den Magen oder Kropf ein Verschluß, der die Verdauungsprodukte nur in kleinen Mengen in den Mitteldarm treten läßt, welcher bei Krebsen und Insecten (bei Anneliden kann zunächst als Beispiel nur *Aphrodite* dienen) ebensowenig wie bei Wirbeltieren, jemals wirklich voll angetroffen wird. (Daher auch die Schwierigkeit des Nachweises, daß Nahrung in die Mitteldarmdrüse oder Coeca dieser Tiere tritt!) Kleine, wahrscheinlich unvollkommen verdaute Mengen treten in den Darm, und von einer Überschwemmung des Blutes mit Verdauungsprodukten kann sicherlich keine Rede sein.

Bei den Wirbeltieren ist das anders. Hier resorbiert schon der Magen, und die Darmresorption ist, wenigstens bei den Säugetieren, ein sehr schneller Prozeß. Wir brauchen im Zusammenhang damit nur folgende Tatsachen aufzuzählen: 1. Durch die Eigenartigkeit der Fermente, die nur bei Wirbeltieren so gefunden werden, findet auch hier im Magen nur Vorverdauung statt.

2. Neben dem Pylorusreflex ist die Verzögerung des Resorptionsprozesses und seine Verteilung auf die ganze Darmoberfläche noch den folgenden Umständen zuzuschreiben:

a) Der Pancreassaft, der sich unmittelbar mit der aus dem Magen kommenden Nahrung mischt, vollendet weder die Eiweiß- noch die Kohlehydratverdauung.

b) Diejenigen Fermente, welche die Verdauung vollenden (Erepsin, Invertase, Maltase, Lactase) sind Produkte der Darmwand und mischen sich mit der Nahrung im Verlaufe von deren Wanderung durch den gesamten Darm.

c) Erst nach dieser letzten Verdauung werden Kohlehydrate (um uns wieder auf diese zu beschränken) resorbiert.

d) Die Bedeutung dieser Erscheinungsreihe für den Kohlehydratstoffwechsel ergibt sich auch aus dem Verhalten von Leber und Nieren gegenüber den Kohlehydraten.

Wir ersehen aus alledem, daß die Impermeabilität des Vertebratendarmes für Rohrzucker ein notwendiger Faktor in einer Kette von Bedingungen normalen Funktionierens ist. Und aus der vergleichenden Physiologie lernen wir, daß dieser Faktor nicht schlechthin gegeben (als Eigenschaft jeder Darmpermeabilität) ist, sondern als Ausdruck eines Angepaßtseins aufzufassen ist. Dies ist einer der vielen Beweise dafür, daß man das Wesen des Lebens nicht durch die rein analytische Methode wird ergründen können, sondern daß auch hier die Analyse erst durch die Synthese aus allen vergleichbaren Tatsachen ihren Erkenntniswert erhält.

Alles dieses möchten wir zunächst nur als Skizze, als Programm für künftige Untersuchungen aufgefaßt wissen.

Utrecht, Ostern 1920.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. S.

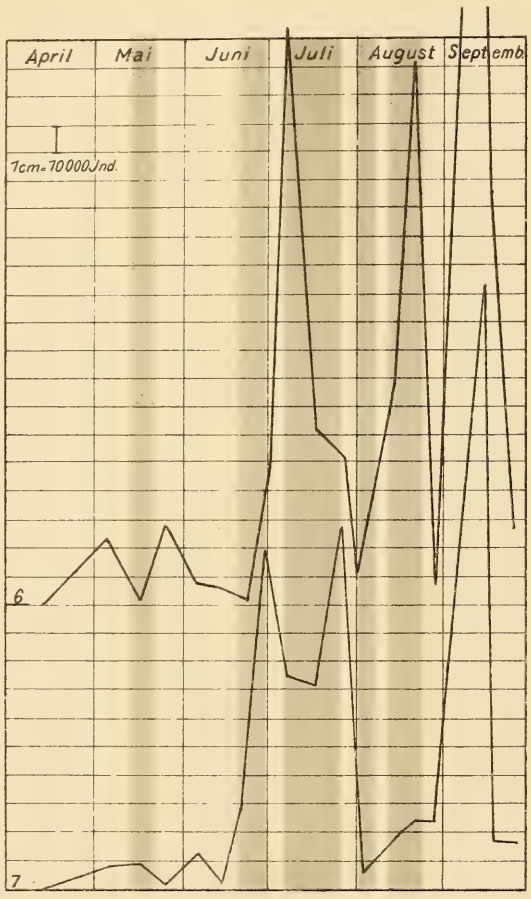


Abb. 1a. Kurven der Diatomeengenera Melosira und Fragillaria im April-September 1915. Teich 6 u. 7, obere Drittel.

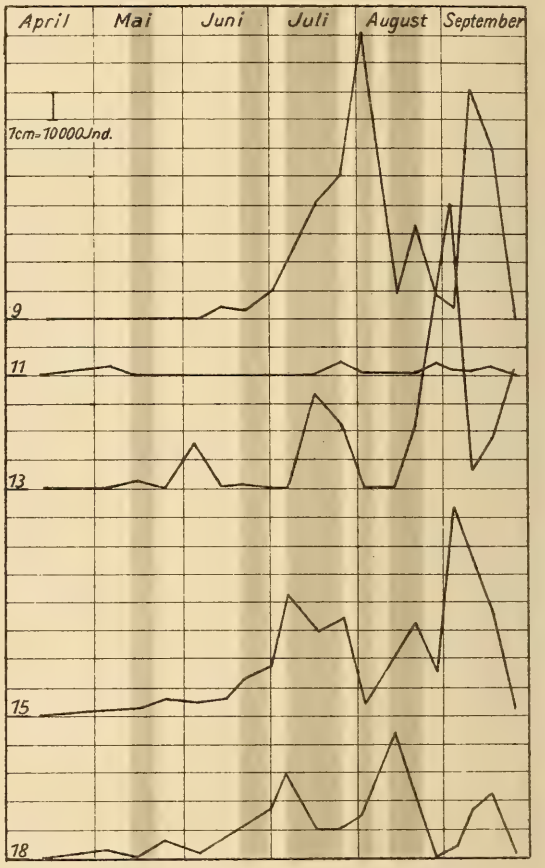


Abb. 1b. Kurven der Diatomeengenera Melosira und Fragillaria im April-September 1915. Teich 9–18, obere Drittel.

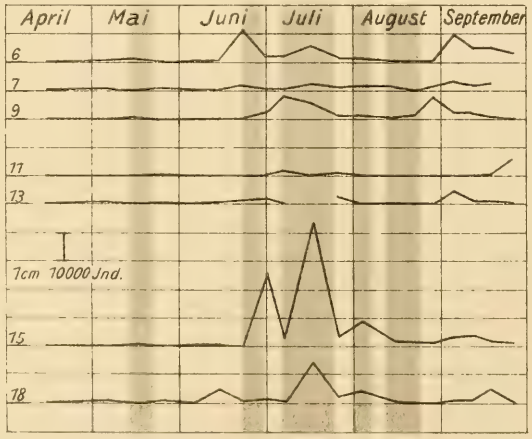


Abb. 2. Kurven der Diatomeengenera Melosira und Fragillaria im April-September 1915. Teich 6 – 18, untere Drittel.

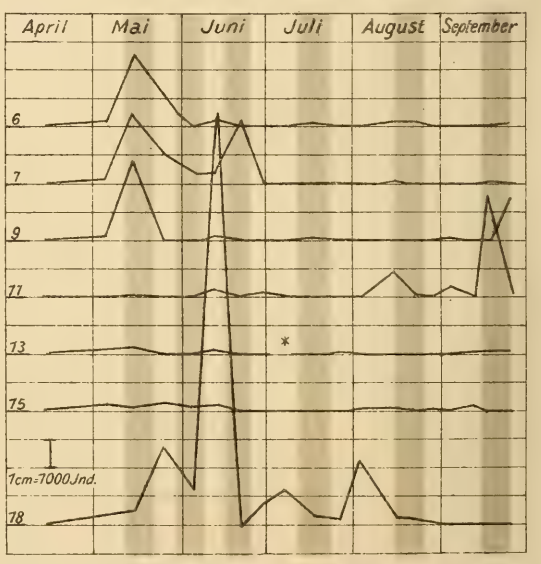


Abb. 3. Kurven für Bosmina longirostris O. F. M. im April-September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.

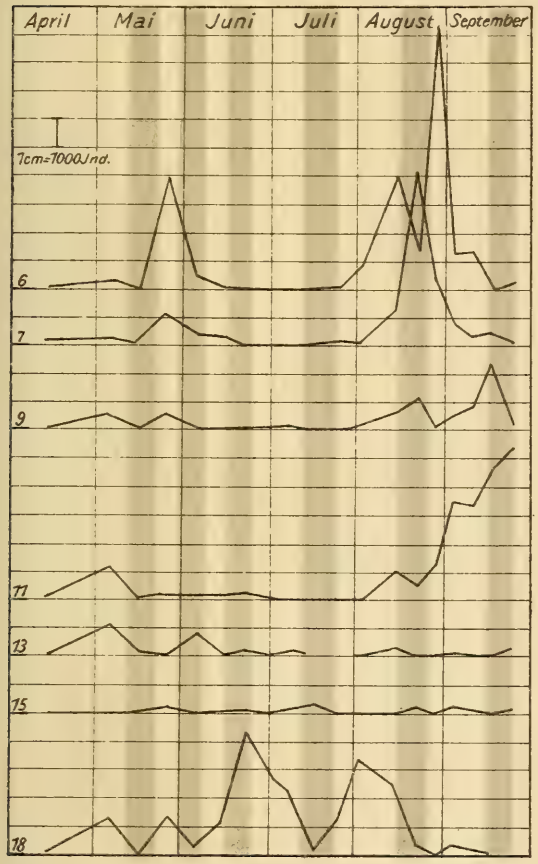


Abb. 4. Kurven für Bosmina longirostris O.F.M. im April-September 1915. Teich 6–18, untere Drittel.

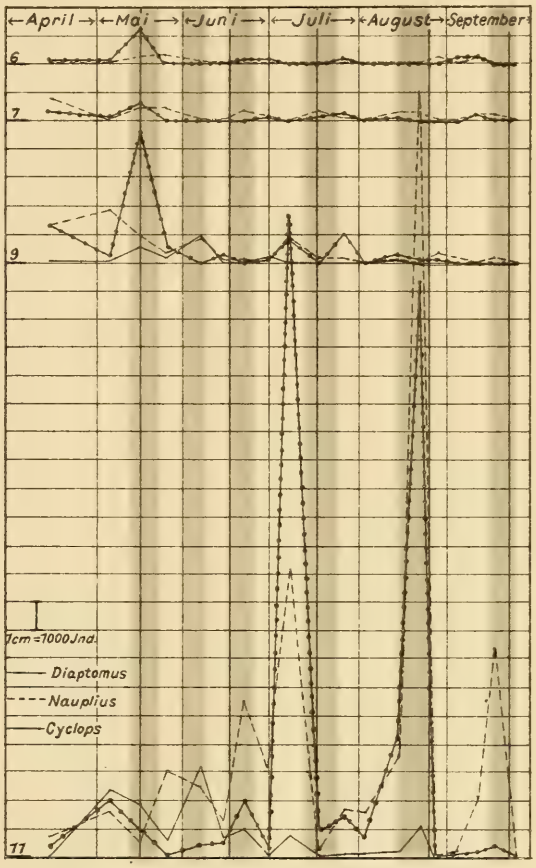


Abb. 5 a. Kurve der Copepoden im April-September 1915. Teich 6 – 11, obere Drittel.

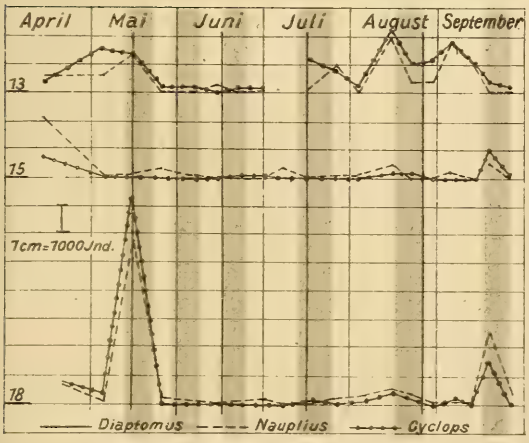


Abb. 5 b. Kurve der Copepoden im April-September 1915. Teich 13–18, obere Drittel.

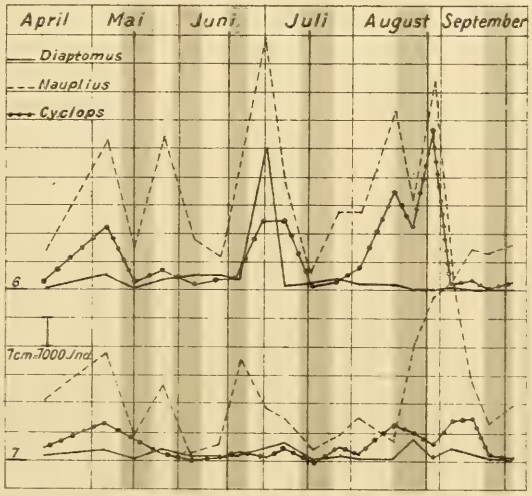


Abb. 6 a. Kurve der Copepoden im April-September 1915. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

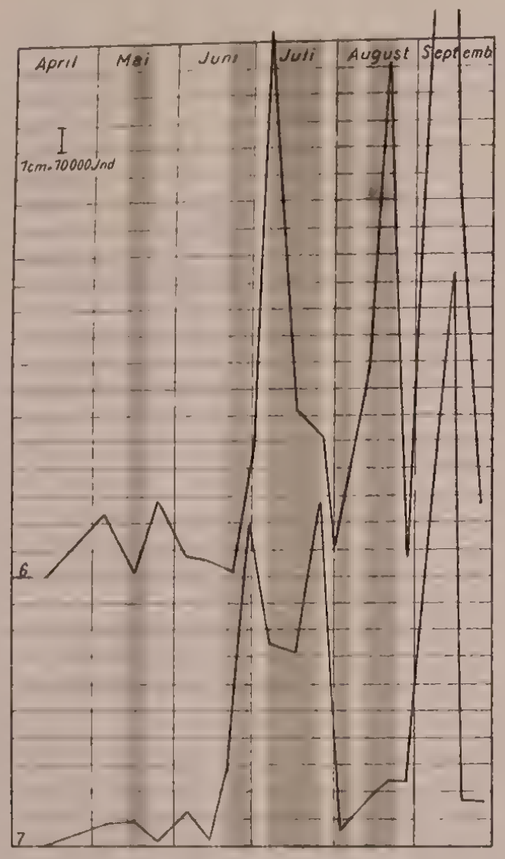


Abb. 1a. Kurven der Diatomeengenera Melosira und Fragillaria im April-September 1915. Teich 6 u. 7, obere Drittel.

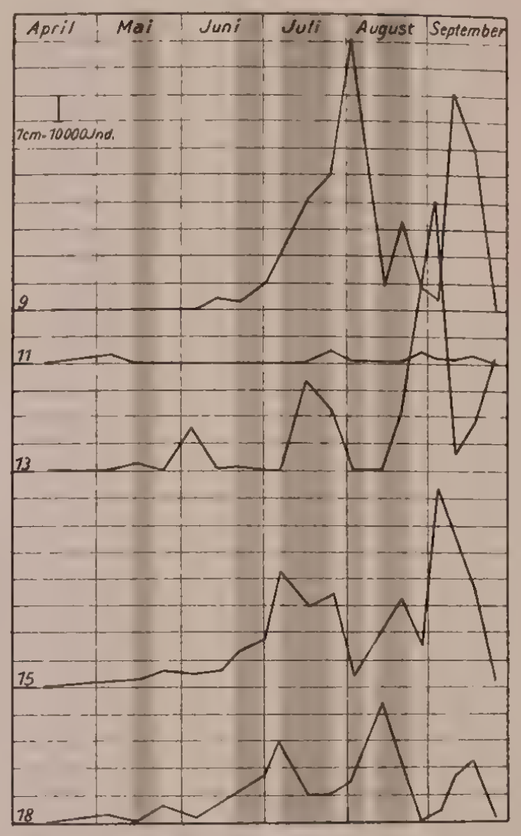


Abb. 1b. Kurven der Diatomeengenera Melosira und Fragillaria im April-September 1915. Teich 9–18, obere Drittel.

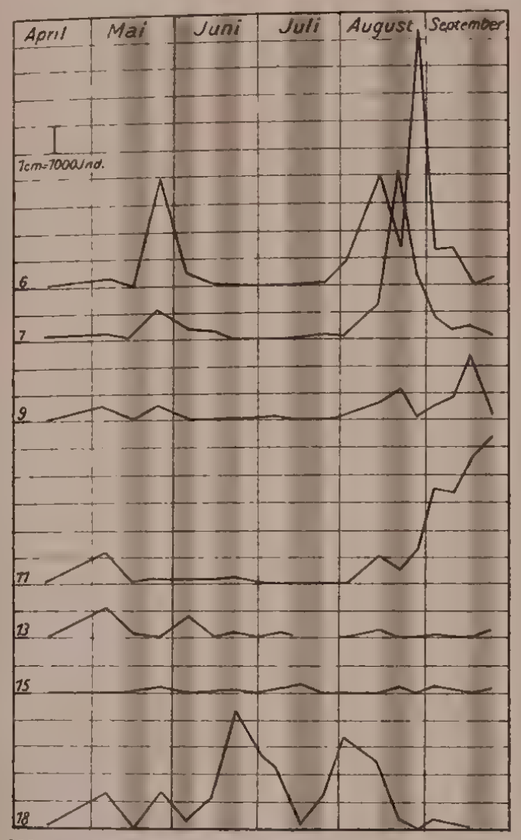


Abb. 4. Kurven für Bosmina longirostris O. F. M. im April-September 1915. Teich 6–18, untere Drittel.

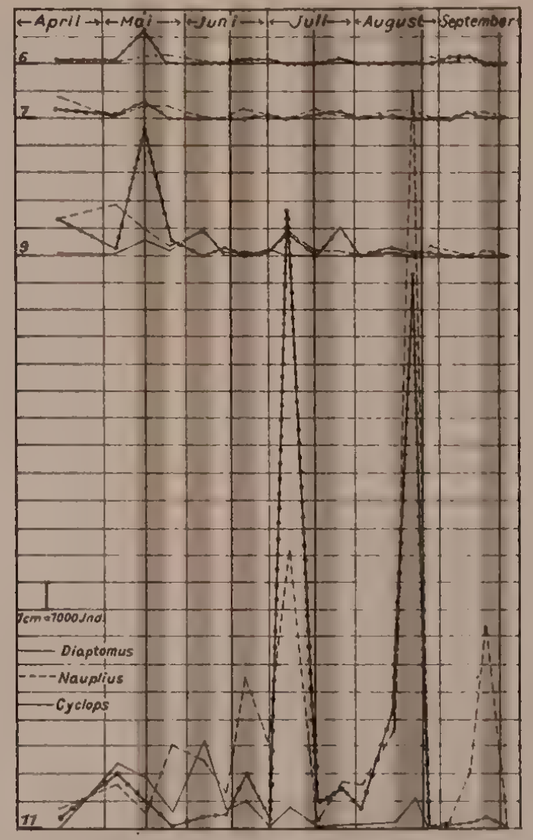


Abb. 5 a. Kurve der Copepoden im April-September 1915. Teich 6 – 11, obere Drittel.

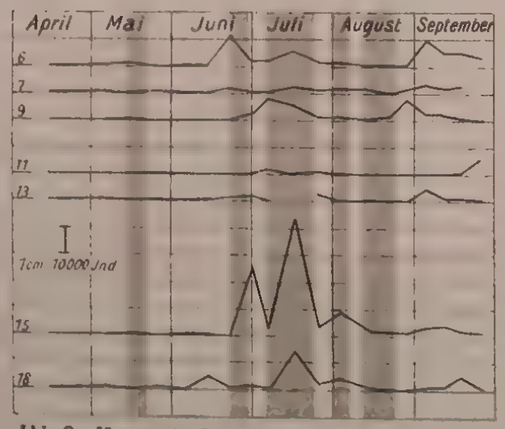


Abb. 2. Kurven der Diatomeengenera Melosira und Fragillaria im April-September 1915. Teich 6 – 18, untere Drittel.

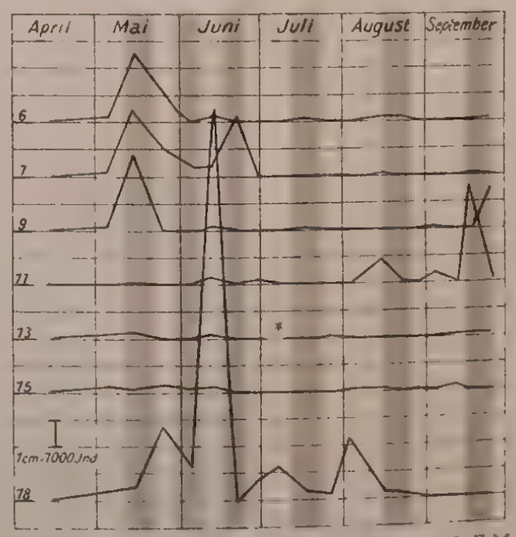


Abb. 3. Kurven für Bosmina longirostris O. F. M. im April-September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.

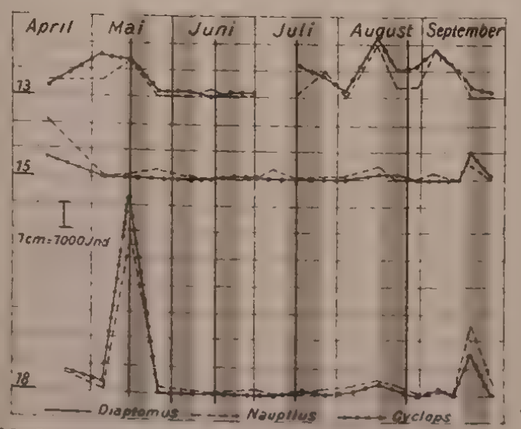


Abb. 5 b. Kurve der Copepoden im April-September 1915. Teich 13–18, obere Drittel.

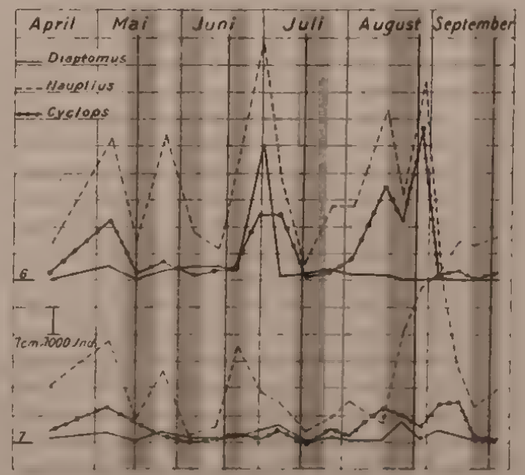


Abb. 6 a. Kurve der Copepoden im April-September 1915. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

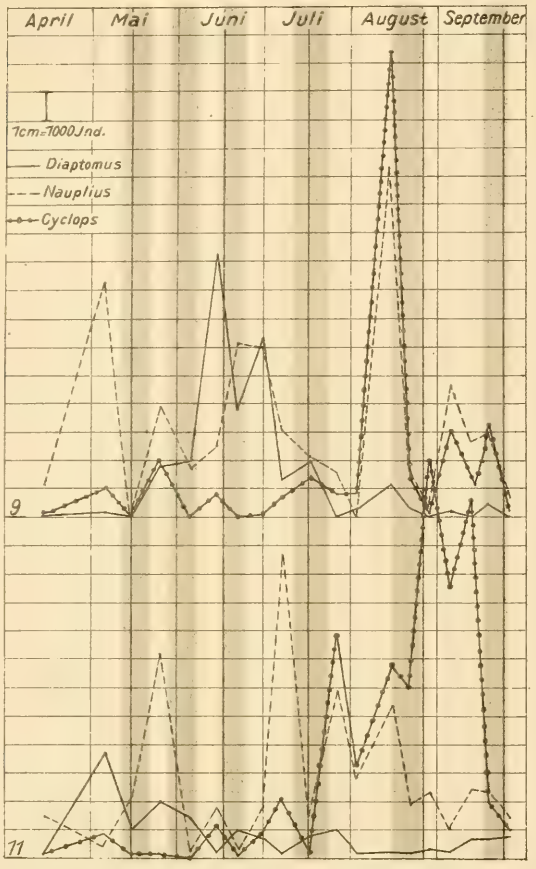


Abb. 6 b. Kurve der Copepoden im April–September 1915. Teich 9 u. 11, untere Drittel.

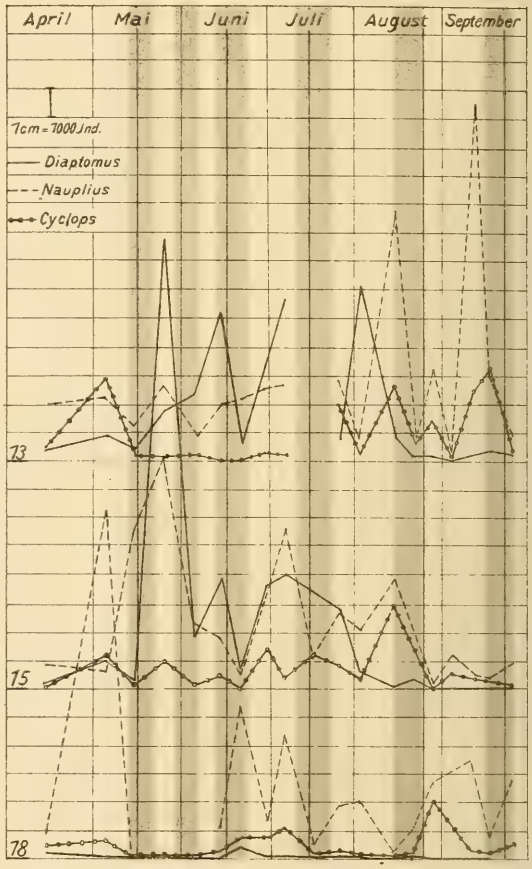


Abb. 6 c. Kurve der Copepoden im April–September 1915. Teich 13 – 18, untere Drittel.

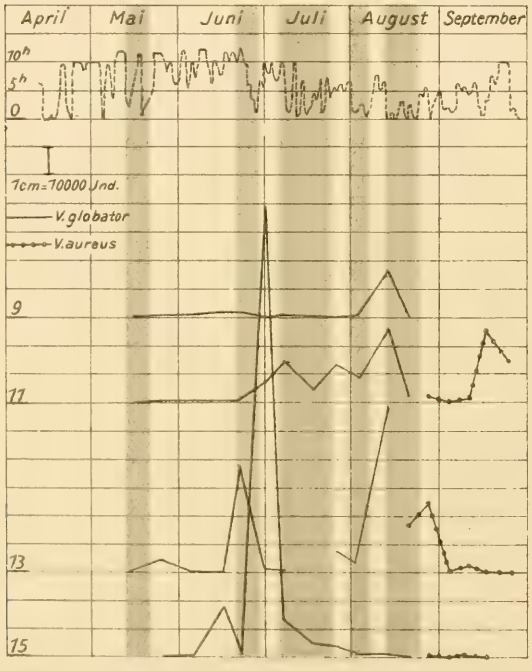


Abb. 7a. Kurven für Volvox im April–September 1915. Teich 9 – 15, untere Drittel. Darüber die Kurve der täglichen Sonnenscheindauer in Stunden.

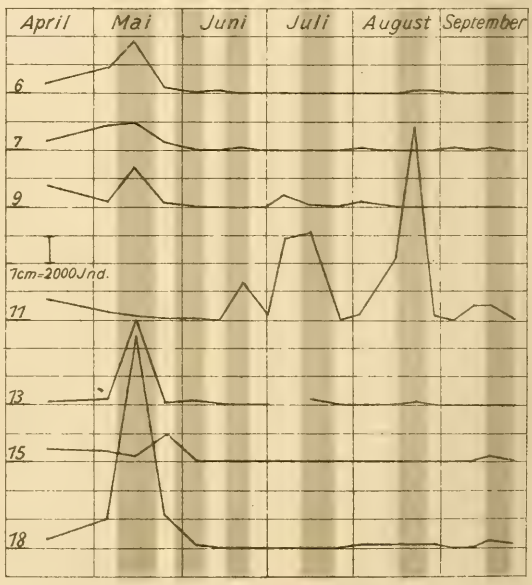


Abb. 8. Kurven für Anuraea aculeata Ehrbg. und cochlearis Gosse im April–September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.

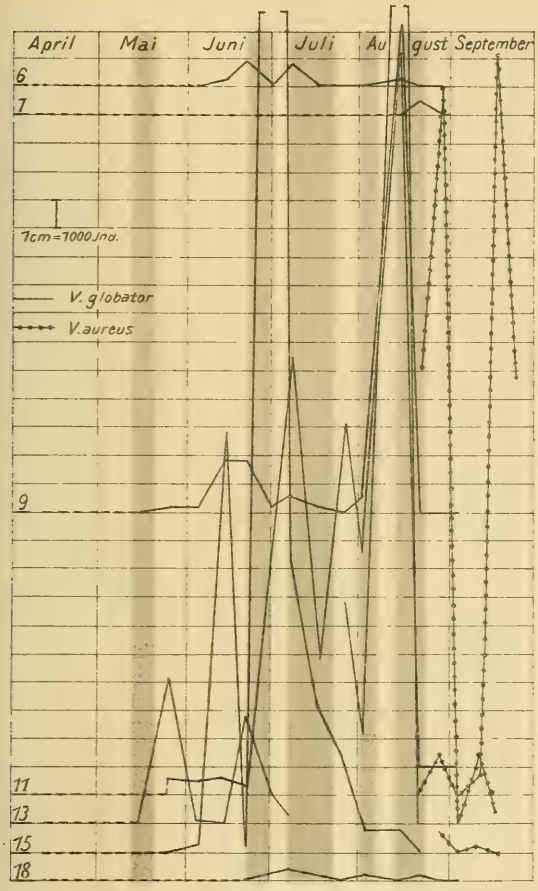


Abb. 7b. Kurven für Volvox im April–September 1915. Teich 7 – 18, untere Drittel.

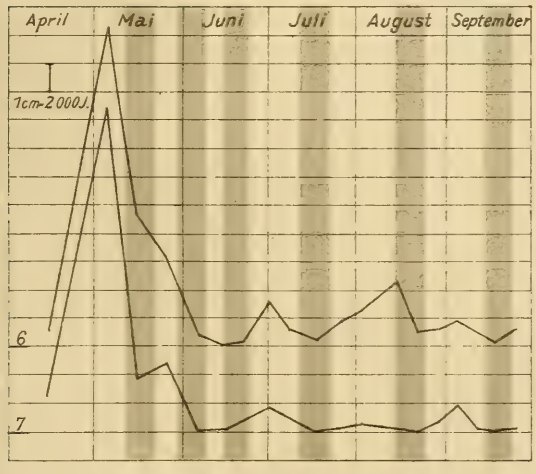


Abb. 9a. Kurven für Anuraea aculeata Ehrbg. und cochlearis Gosse im April-September 1915. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

Abb. 9b. Kurven für Anuraea aculeata Ehrbg. und cochlearis Gosse im April-September 1915. Teich 9–18, untere Drittel.

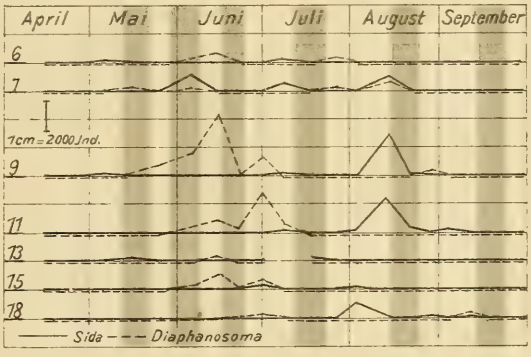


Abb. 10. Kurven für Sida crystallina O.F.M. und Diaphanosoma brachyurum Liévin im April-September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.

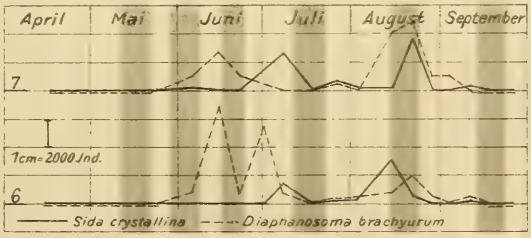


Abb. 11a. Kurven für Sida crystallina O.F.M. und Diaphanosoma brachyurum Liévin im April-September 1915. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

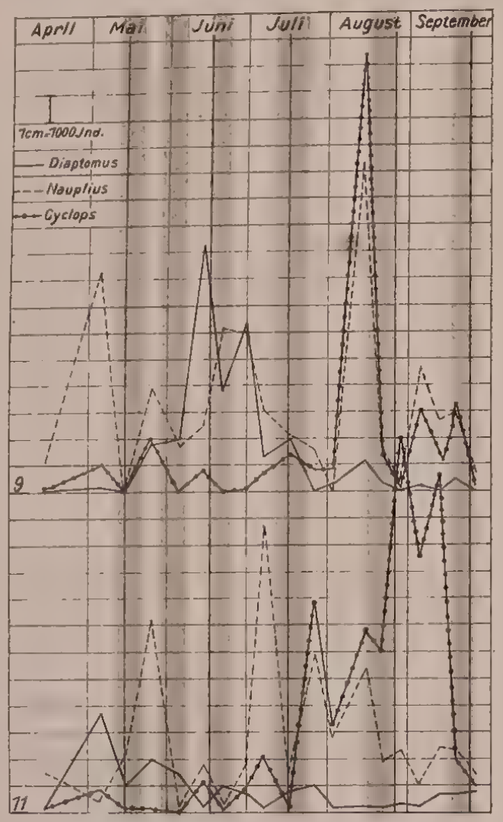


Abb. 6 b. Kurve der Copepoden im April–September 1915. Teich 9 u. 11, untere Drittel.

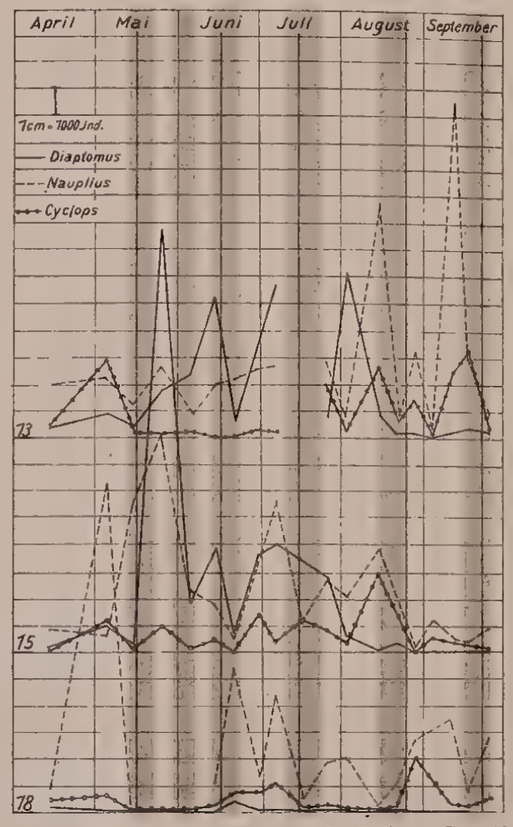


Abb. 6 c. Kurve der Copepoden im April–September 1915. Teich 13 – 18, untere Drittel.

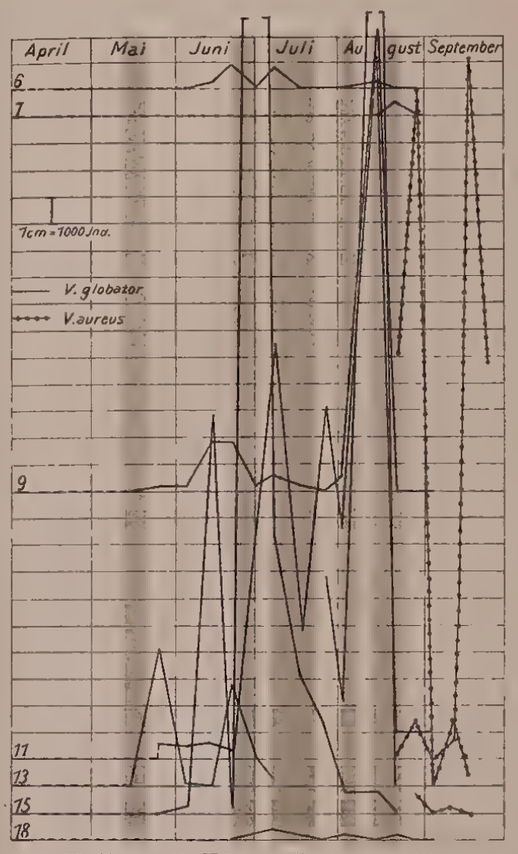


Abb. 7b. Kurven für Volvox im April–September 1915. Teich 7 – 18, untere Drittel.

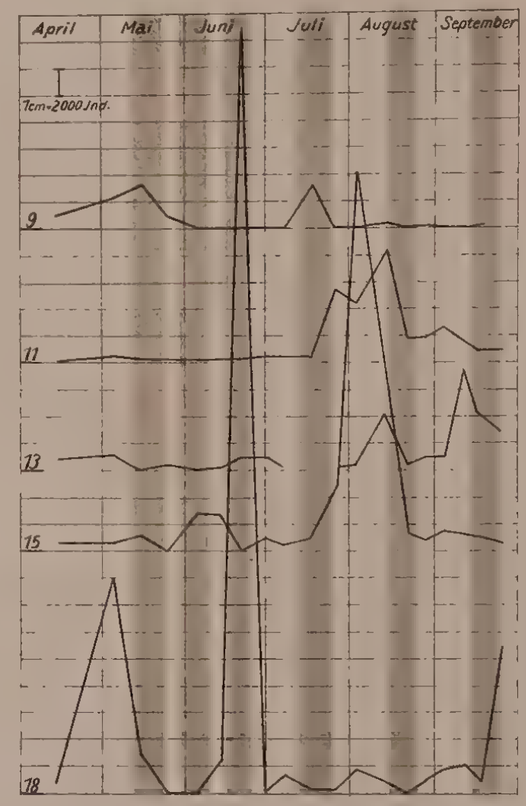


Abb. 9b. Kurven für Anuraea aculeata Ehrbg. und cochlearis Gosse im April-September 1915. Teich 9–18, untere Drittel.

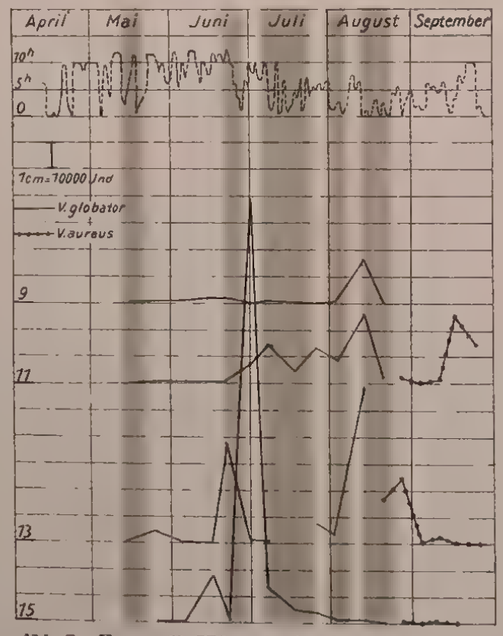


Abb. 7a. Kurven für Volvox im April–September 1915. Teich 9 15, untere Drittel. Darüber die Kurve der täglichen Sonnenscheindauer in Stunden.

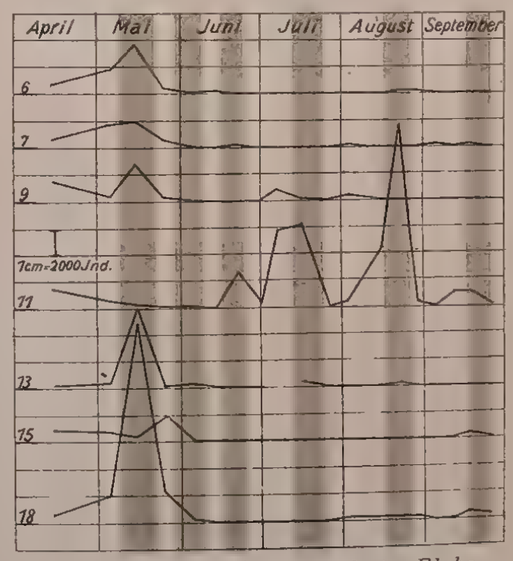


Abb. 8. Kurven für Anuraea aculeata Ehrbg. und cochlearis Gosse im April-September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.

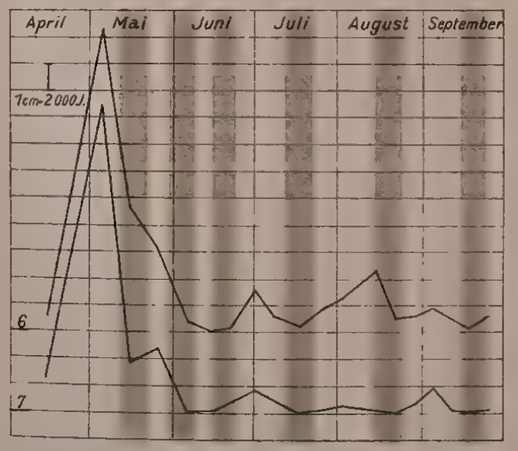


Abb. 9a. Kurven für Anuraea aculeata Ehrbg. und cochlearis Gosse im April-September 1915. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

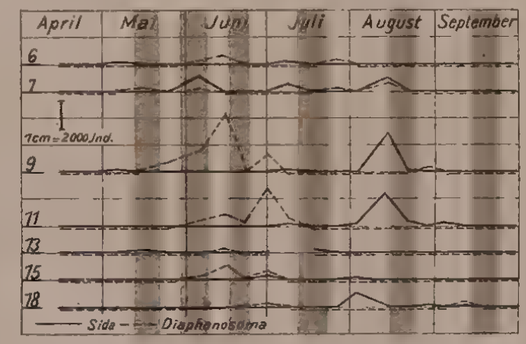


Abb. 10. Kurven für Sida crystallina O.F.M. und Diaphanosoma brachyurum Liévin im April-September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.

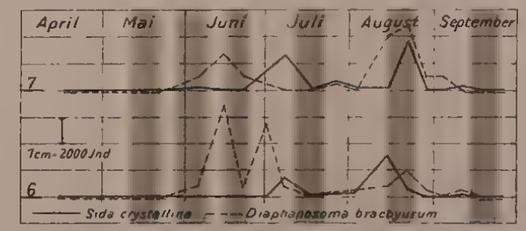


Abb. 11a. Kurven für Sida crystallina O.F.M. und Diaphanosoma brachyurum Liévin im April-September 1915. Teich 6 u. 7, untere Drittel.

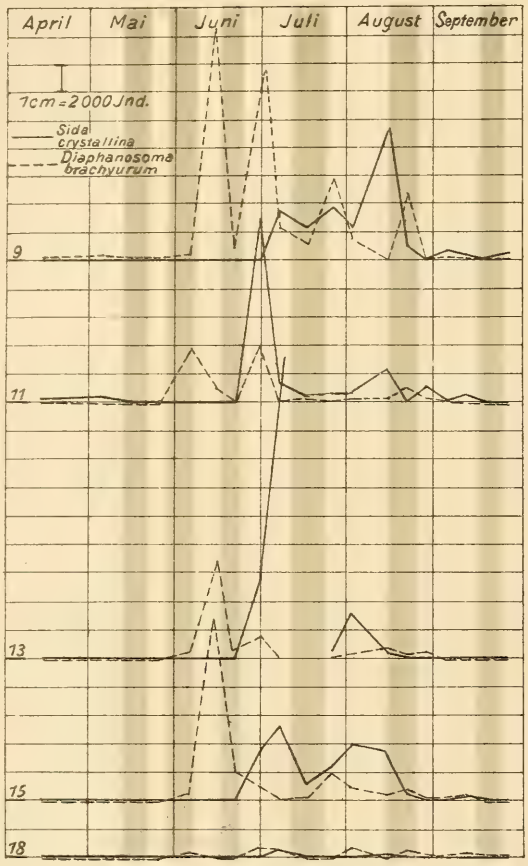


Abb. 11 b. Kurven für Sida crystallina O.F.M. und Diaphanosoma brachyurum Liévin. im April–September 1915. Teich 9 – 18, untere Drittel.

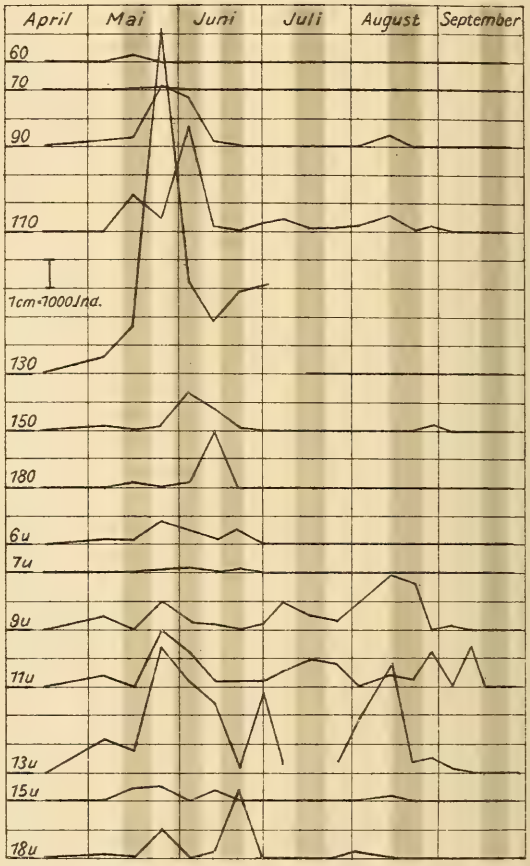


Abb. 12. Kurven für Daphne longispina O.F.M. April-September 1915. Teich 6–18, obere und untere Drittel.

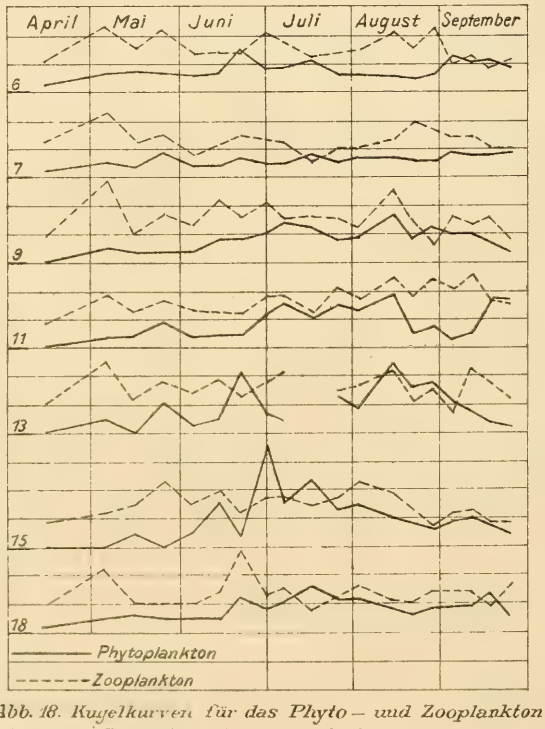


Abb. 18. Kugelkurven für das Phyto – und Zooplankton im April–September 1915. Teich 6–18, untere Drittel.

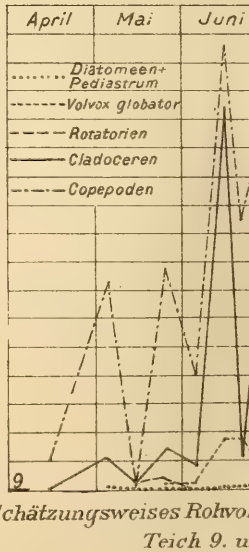


Abb. 19. Schätzungsweises Rohvo… Teich 9. u…

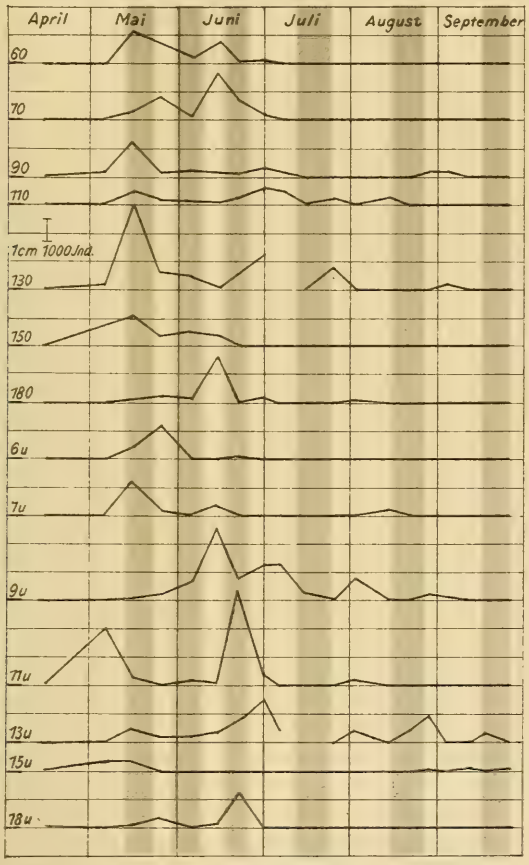


Abb. 14. Kurven für Polyphemus pediculus L. im April-September 1915. Teich 6–18, obere und untere Drittel.

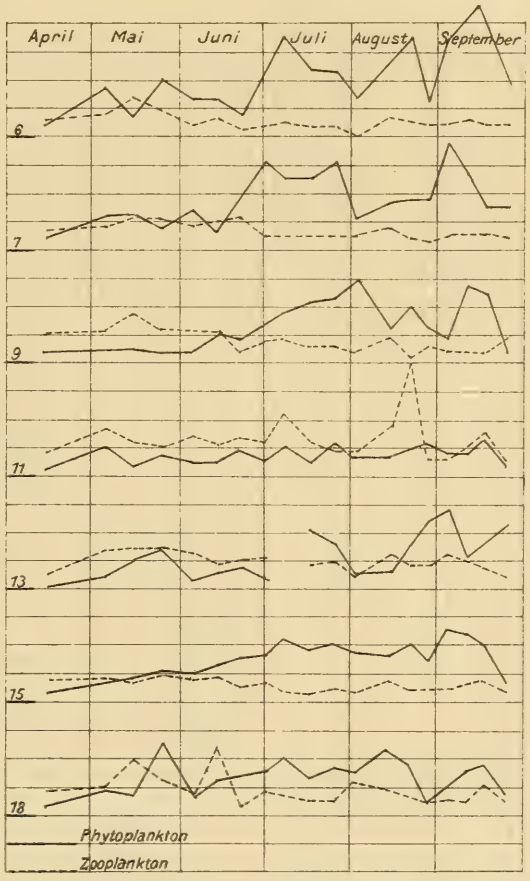
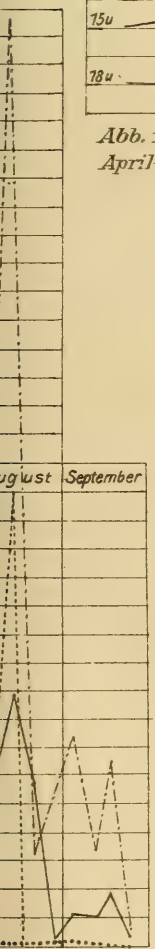


Abb. 17. Kugelkurven für das Phyto – und Zooplankton im April-September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.



Hauptgruppen des Planktons.
el.

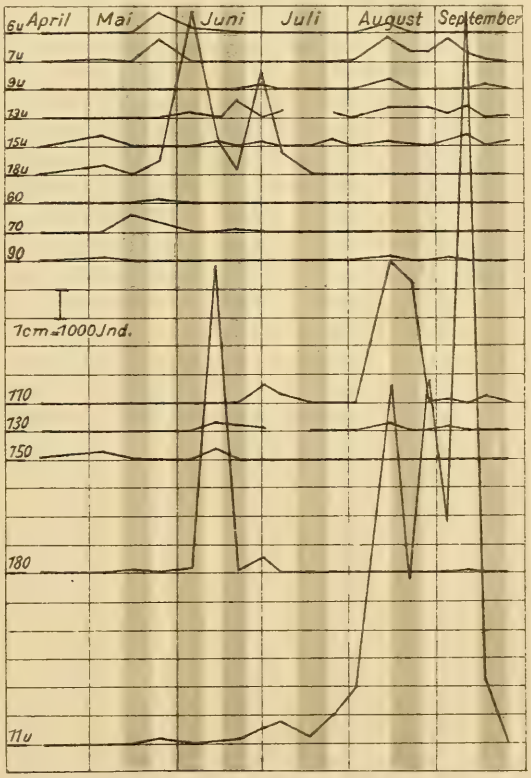


Abb. 13. Kurven für Ceriodaphnia pulchella G.O. Sars im April-September 1915. Teich 6–18, obere und untere Drittel.

cher in Jena.

P. Weise, Lith. Jena.

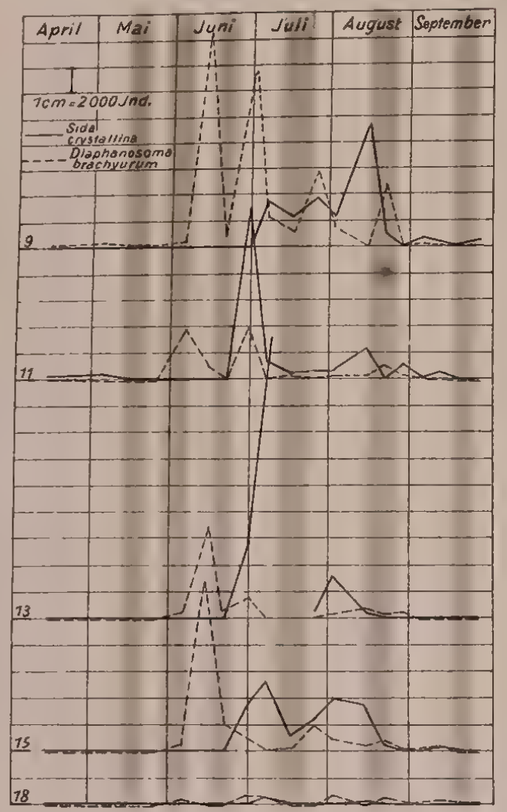


Abb. 11 b. Kurven für Sida crystallina O.F.M. und Diaphanosoma brachyurum Liévin im April–September 1915. Teich 9 – 18, untere Drittel.

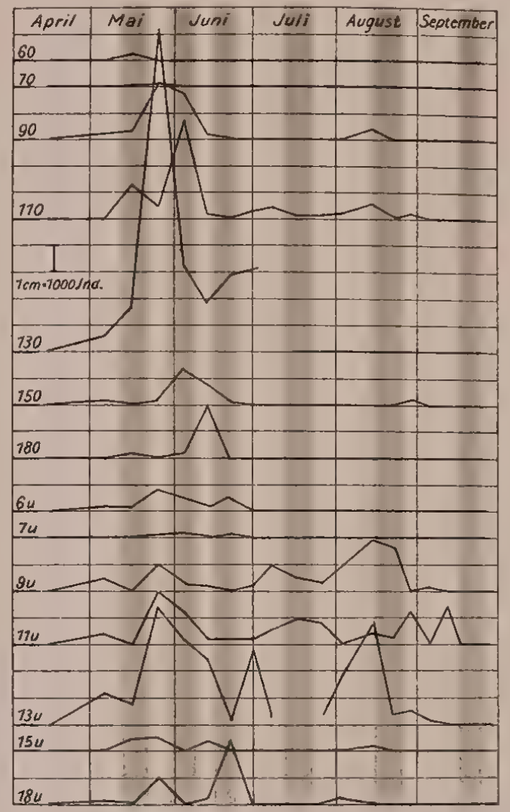


Abb. 12. Kurven für Daphne longispina O.F.M. April–September 1915. Teich 6–18, obere und untere Drittel.

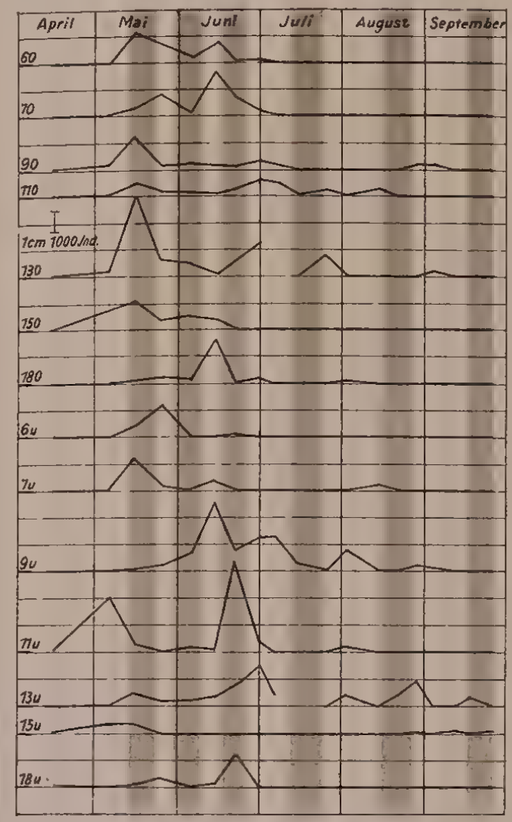


Abb. 14. Kurven für Polyphemus pediculus L. im April–September 1915. Teich 6–18, obere und untere Drittel.

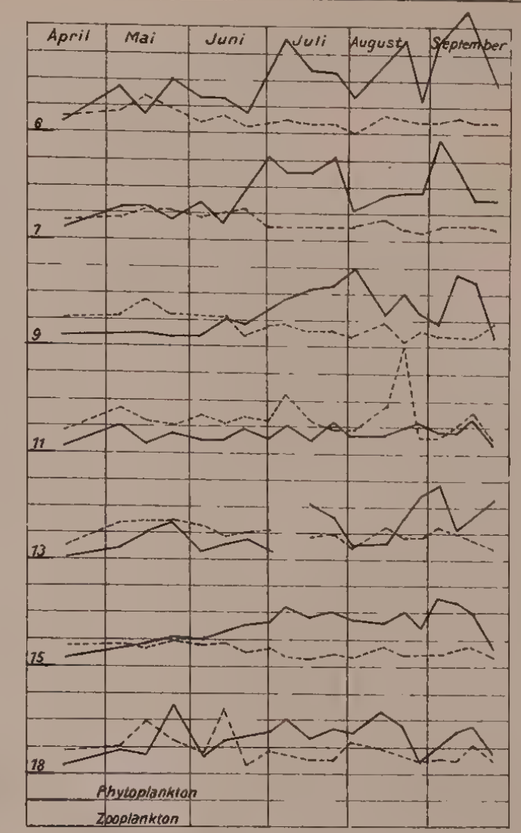


Abb. 17. Kugelkurven für das Phyto– und Zooplankton im April–September 1915. Teich 6–18, obere Drittel.

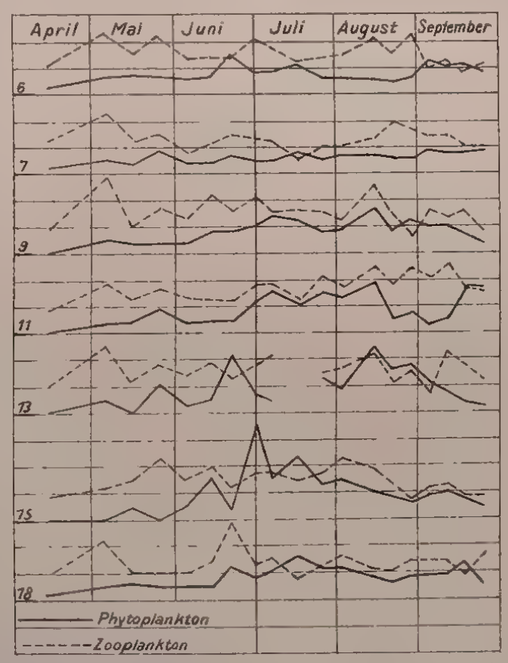


Abb. 16. Kugelkurven für das Phyto– und Zooplankton im April–September 1915. Teich 6–18, untere Drittel.

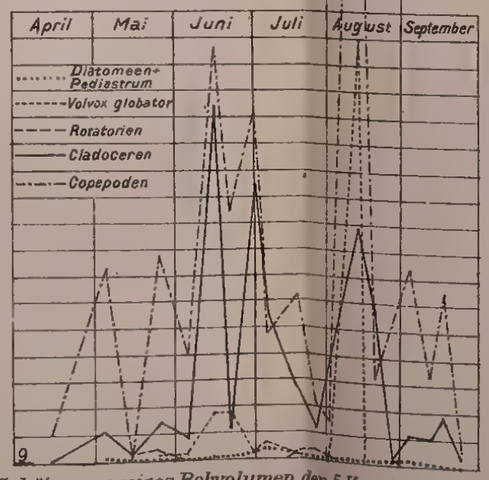


Abb. 19. Schätzungsweises Rohvolumen der 5 Hauptgruppen des Planktons. Teich 9. unteres Drittel.

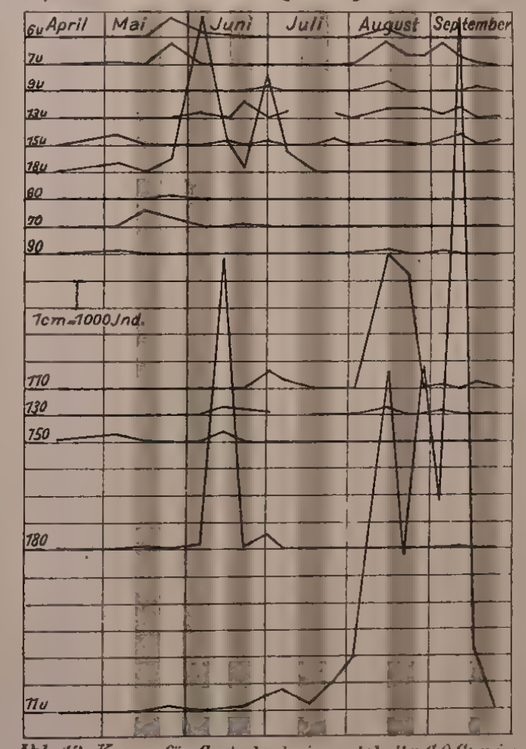


Abb. 13. Kurven für Ceriodaphnia pulchella G.O.Sars im April–September 1915. Teich 6–18, obere und untere Drittel.

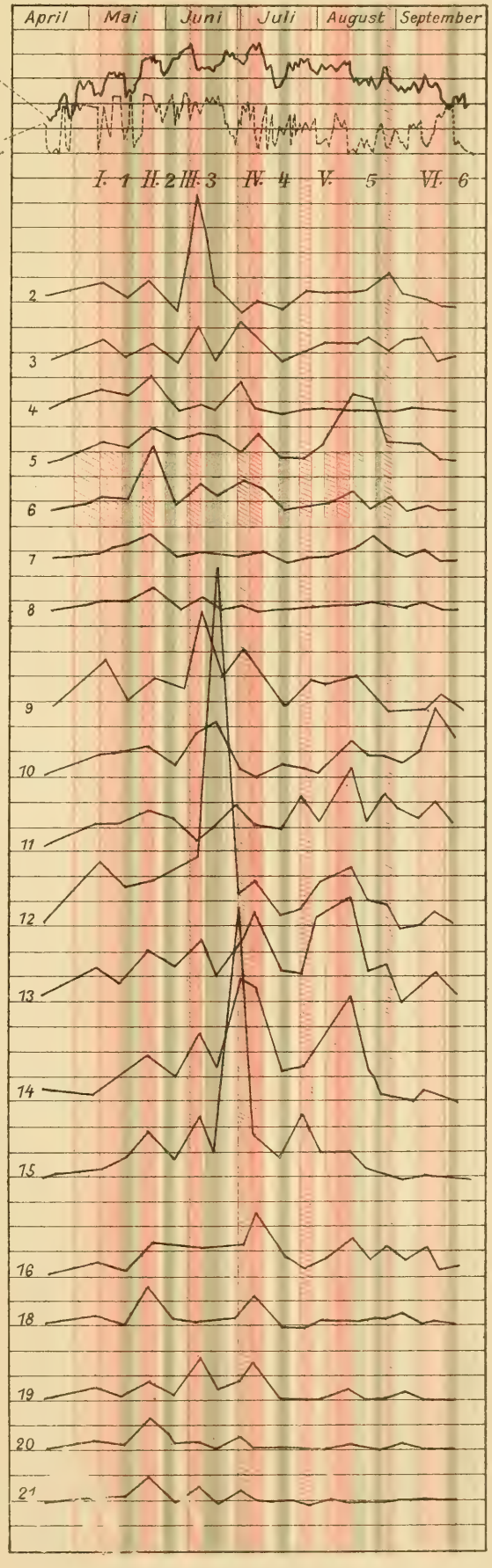

April
Mai
Juni
Juli
August
September
Kurve der Temperatur
Kurve der Sonnenschein-dauer
I. 1 II. 2 III. 3 IV. 4 V. 5 VI. 6
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
18
19
20
21

Abb. 15.

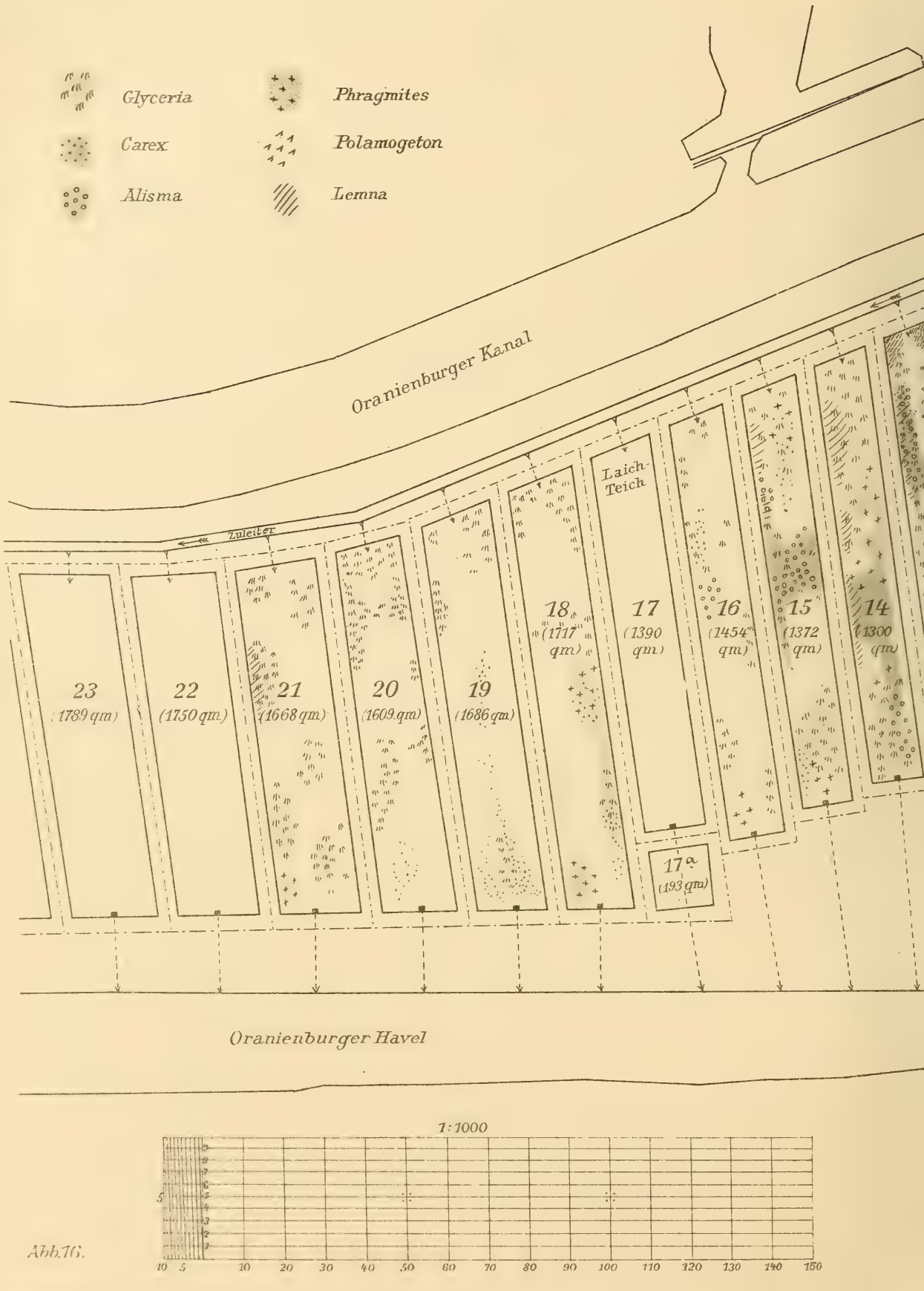
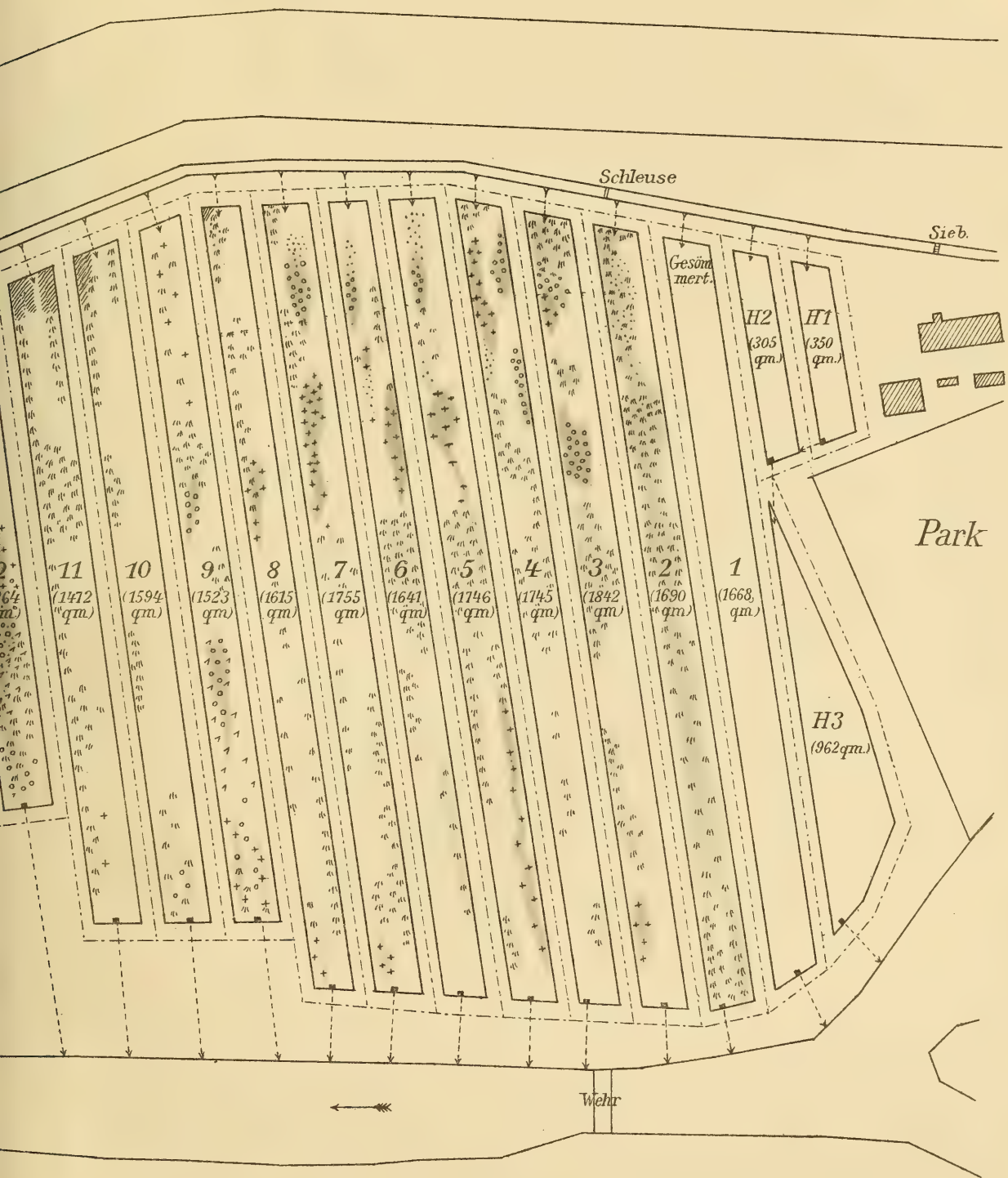

Glyceria
Carex
Alisma
Phragmites
Polamogeton
Lemna
Oranienburger Kanal
Zuleiter
Laich-Teich
23 (1789 qm)
22 (1750 qm)
21 (1668 qm)
20 (1609 qm)
19 (1686 qm)
18 (1717 qm)
17 (1390 qm)
16 (1454 qm)
15 (1372 qm)
14 (1300 qm)
17a (193 qm)
Oranienburger Havel
1:1000

Abb. 16.



Zeichenerklärung: ⟶ *Einlass;* ▪⋯→ *Mönch-Auslass.*
⋯⋯ *Mittellinie der Deichkrone;* —— *Grundfläche der Teiche. H = Hälter.*

scher in Jena.

P. Weise, Lith., Jena.

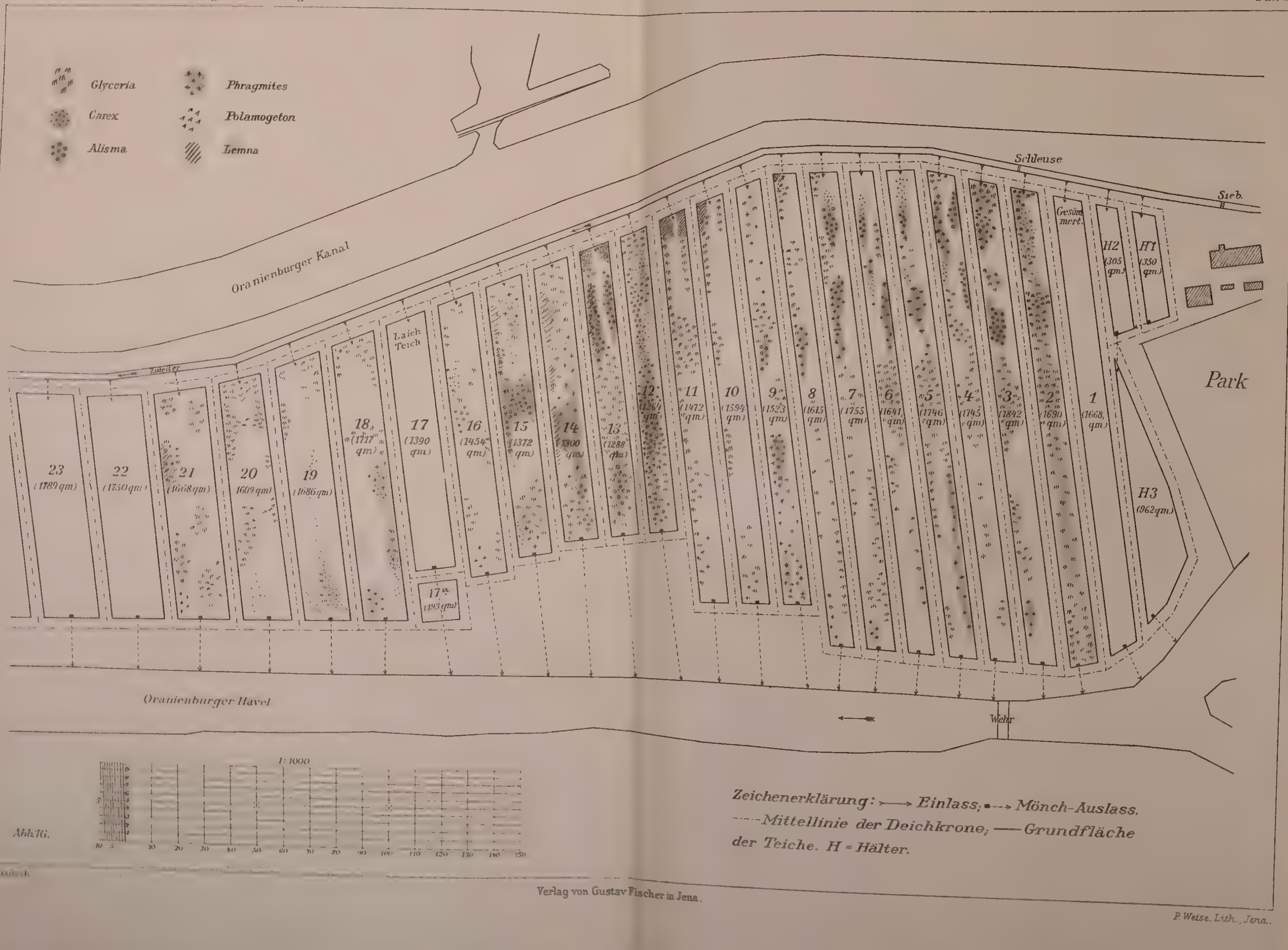


Abb. 16.

Zeichenerklärung: ⟶ Einlass; ·--→ Mönch-Auslass. ----Mittellinie der Deichkrone; —— Grundfläche der Teiche. H = Hälter.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

P. Weise, Lith., Jena.

1

2

3

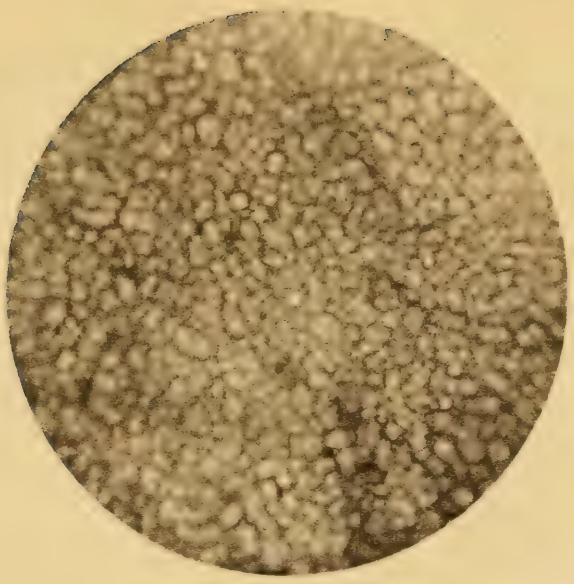
Schiche

J. B. Obernetter, München, repr.

1

2

Dewitz phot.



3

4

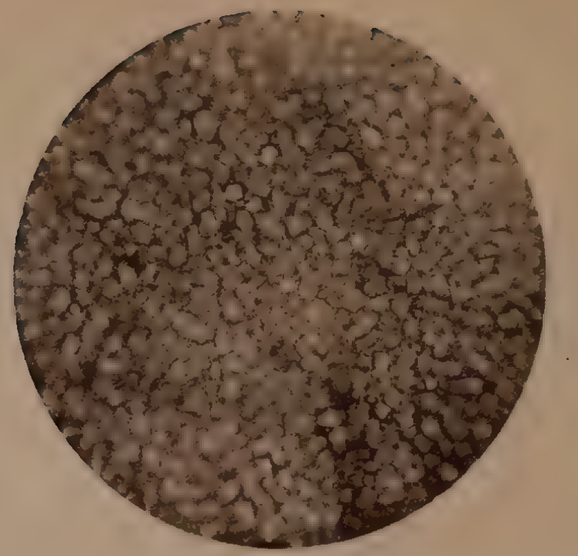
5

J. B. Obernetter, München, repr.

Fischer in Jena.

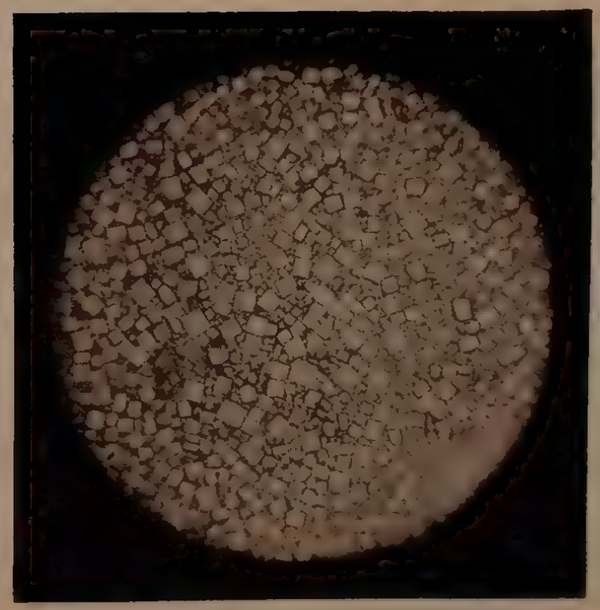
1

2



3

4



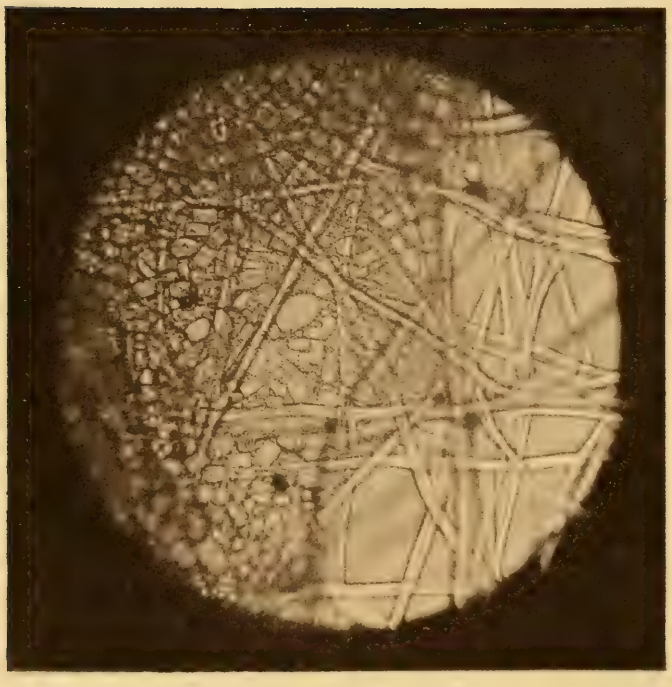
5

Dewitz phot.

J. B. Obernetter, München, repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

1



2

Dewitz phot.

3

4

5

6

J. B. Obernetter, München, reprod.

ischer in Jena.

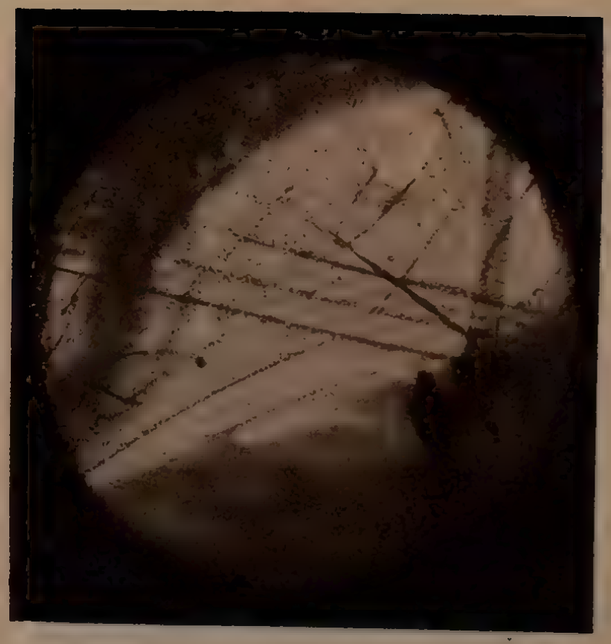
1

3

4

2

5



6

Dewitz phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod.

1

2

5

3

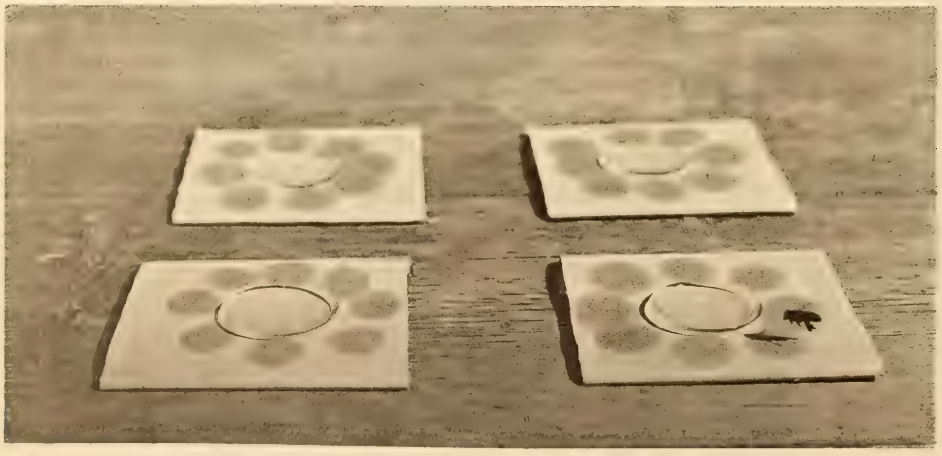
4

6

J. Stromberg gez

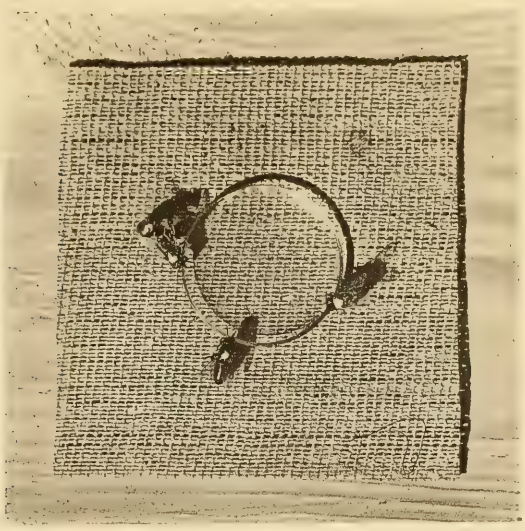
Dewitz Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. E. Gültsch, Jena.

1



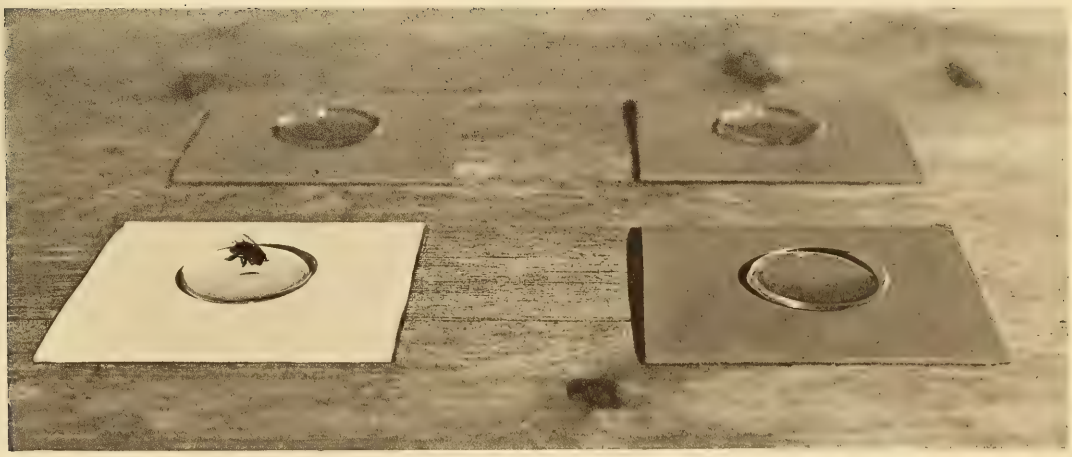
3

v. Frisch. phot.



2

5

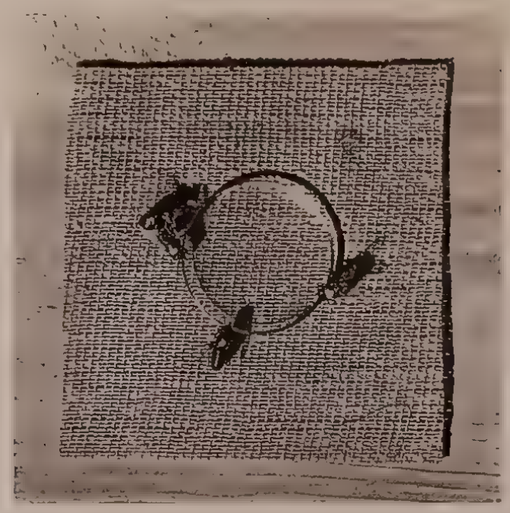


4

J. B. Obernetter, München, repr.

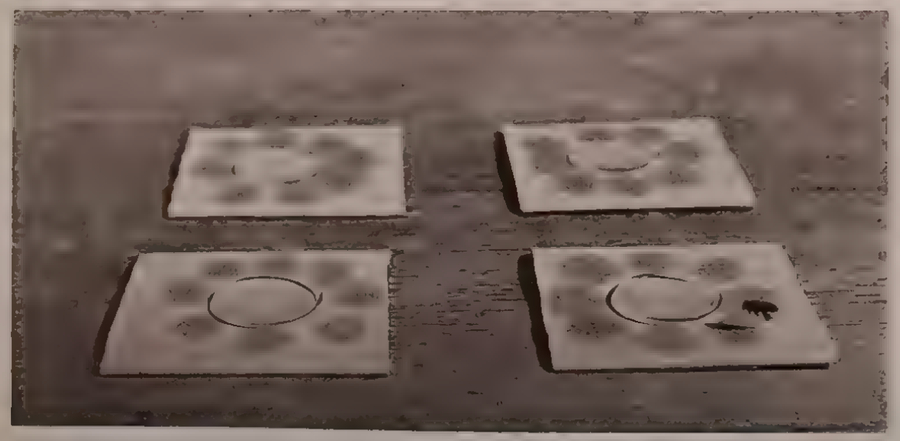
Fischer in Jena.

1

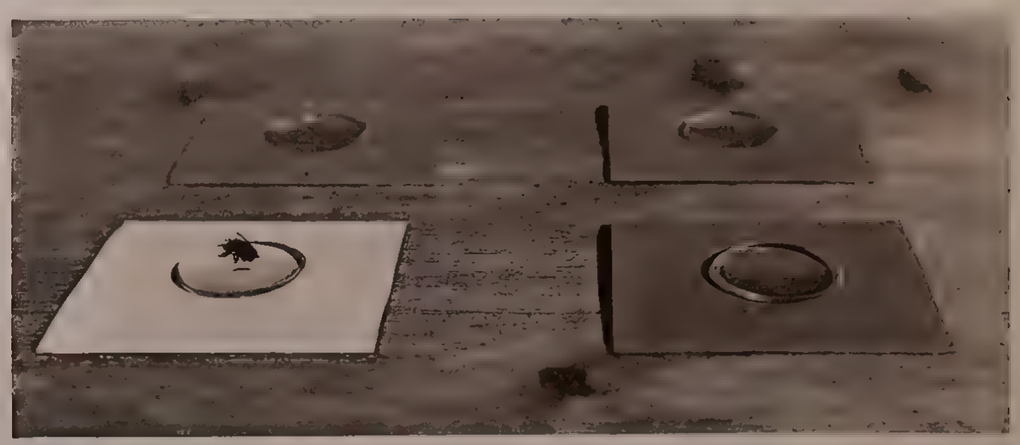


2

5



3

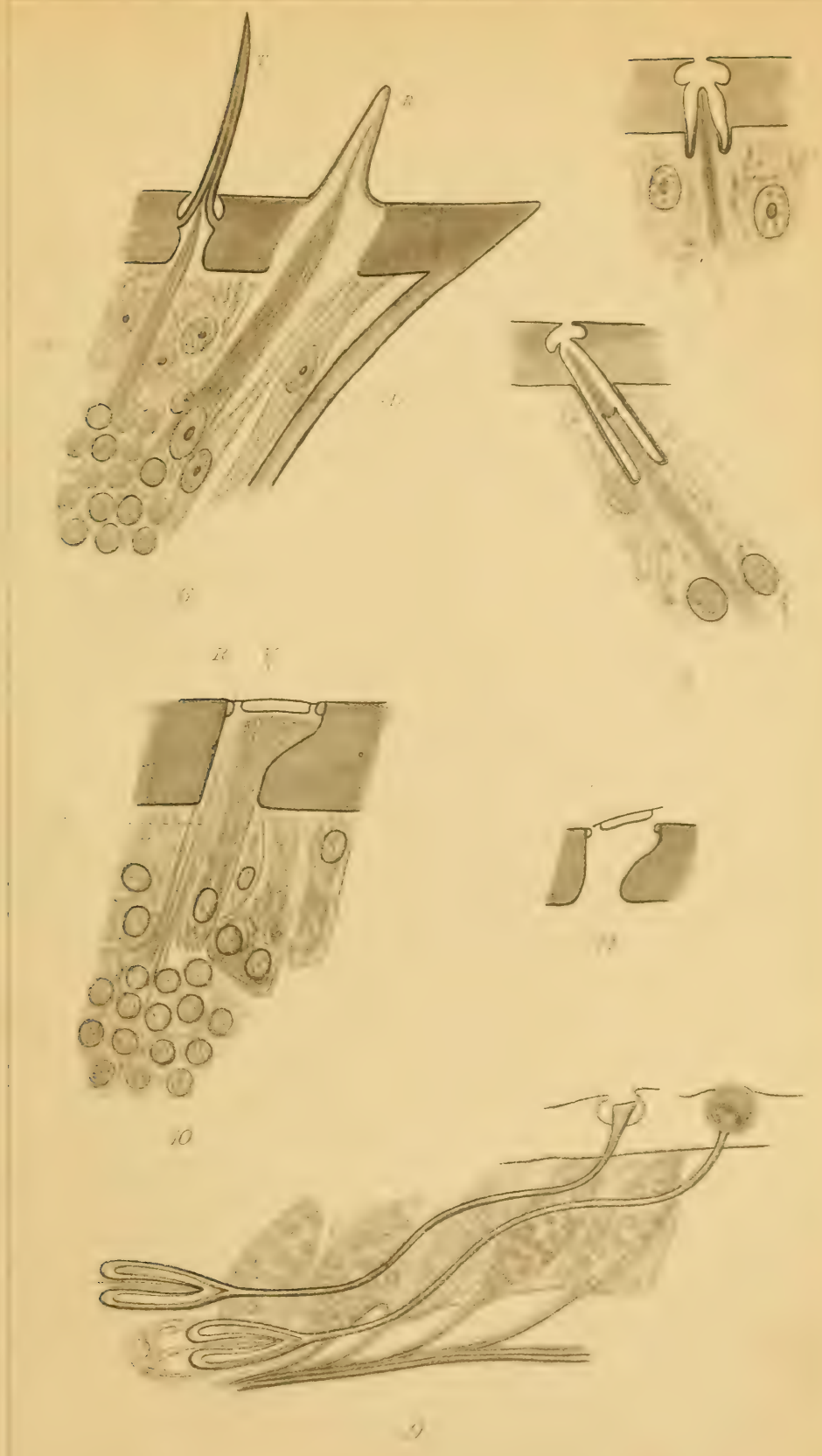


4

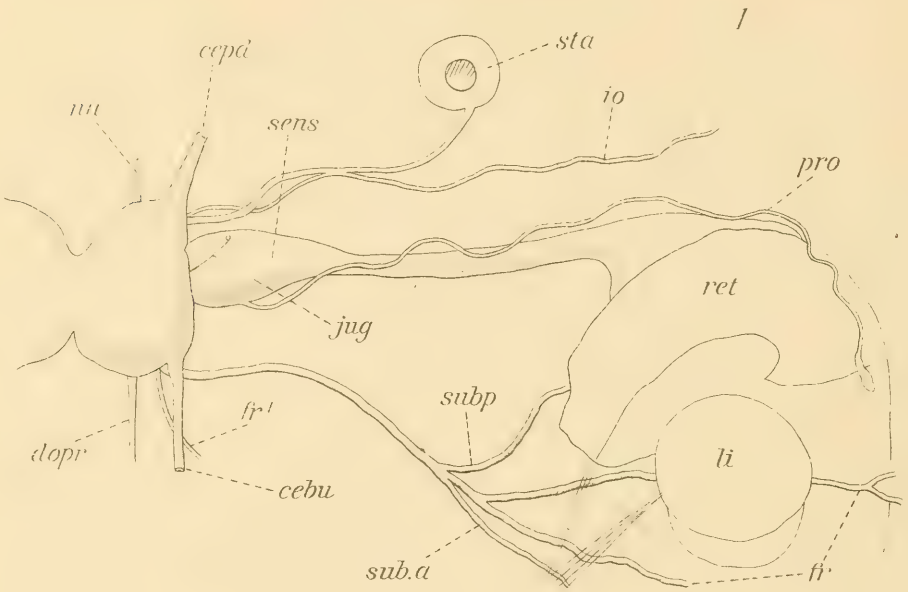
v. Frisch. phot.

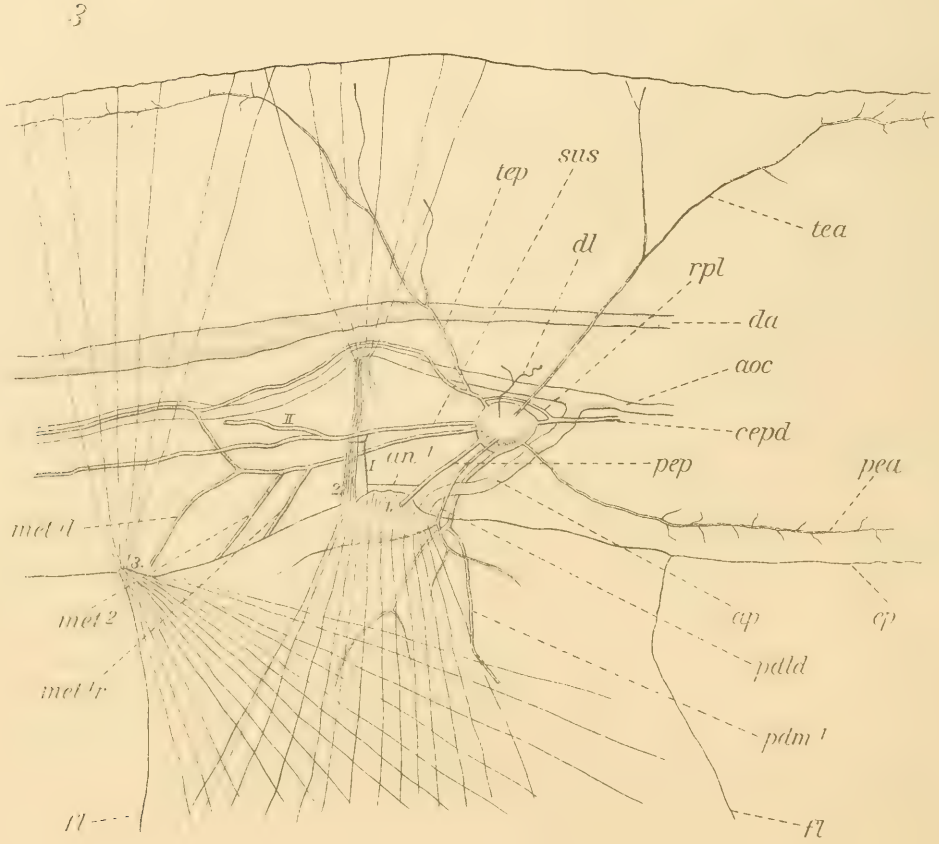
J. B. Obernetter, München, repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

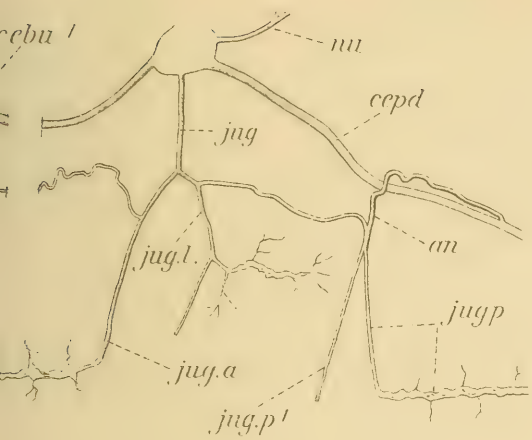


v. Frisch gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. F. Wesser, Jena.


1
cepd
sta
io
nit
sens
pro
ret
jug
subp
fr 1
dopr
cebu
li
sub.a
fl
kr

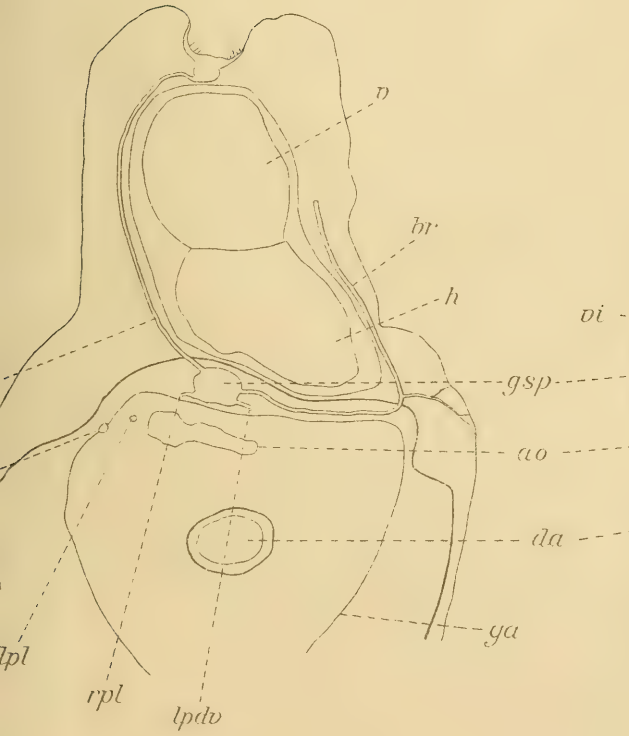

3
tep
sus
dl
tea
rpl
da
aoc
cepd
pep
pea
un 1
met 1
met 2
met 1r
cp
pdld
pdm 1
fl

2

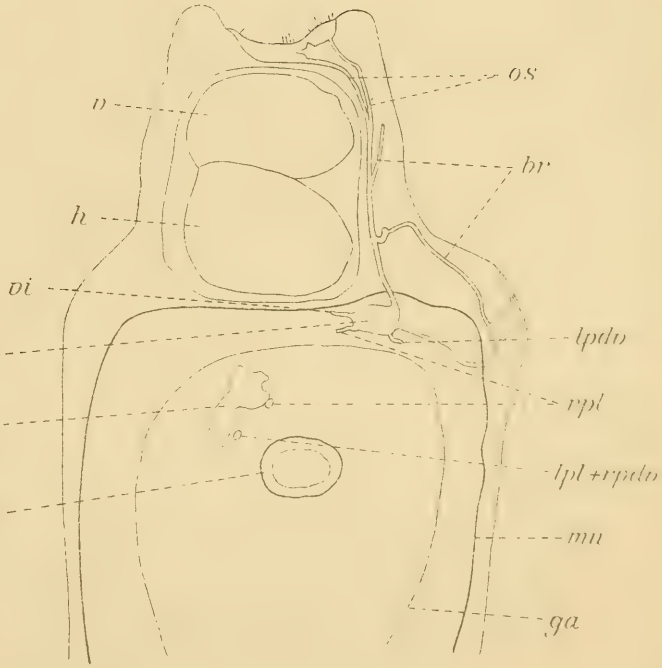


4

5a



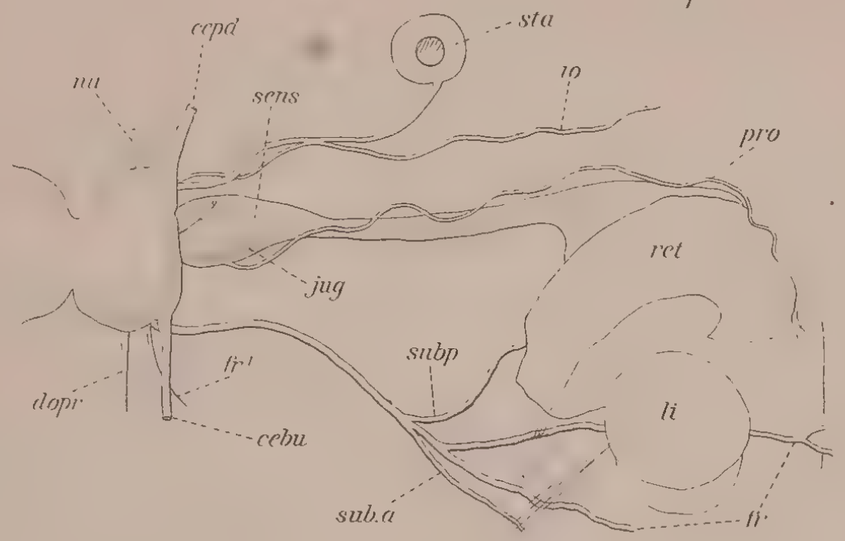
5b



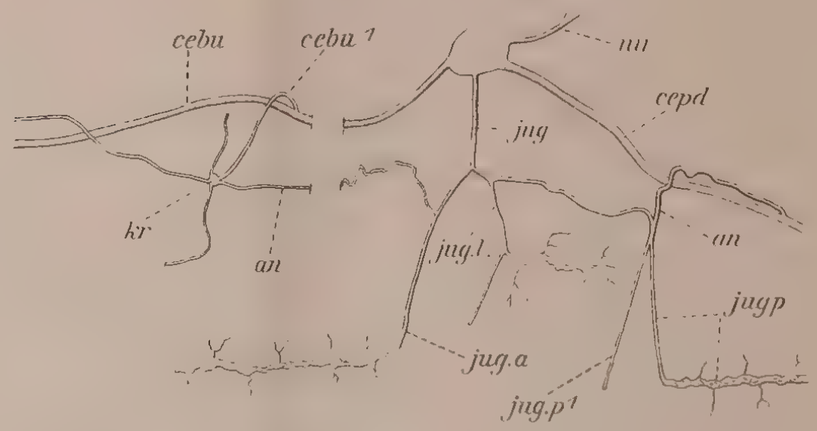
Fischer in Jena.

P. Weise, Lith. Jena.

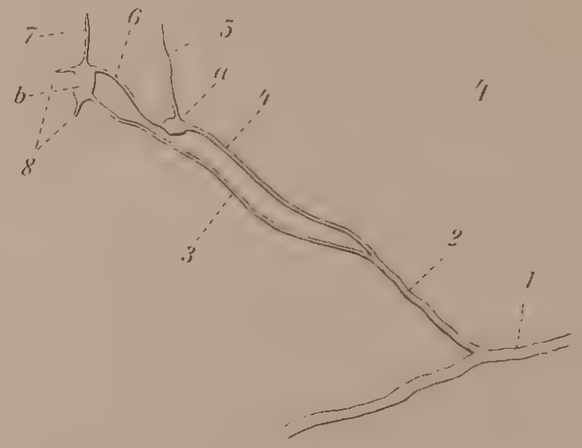
1



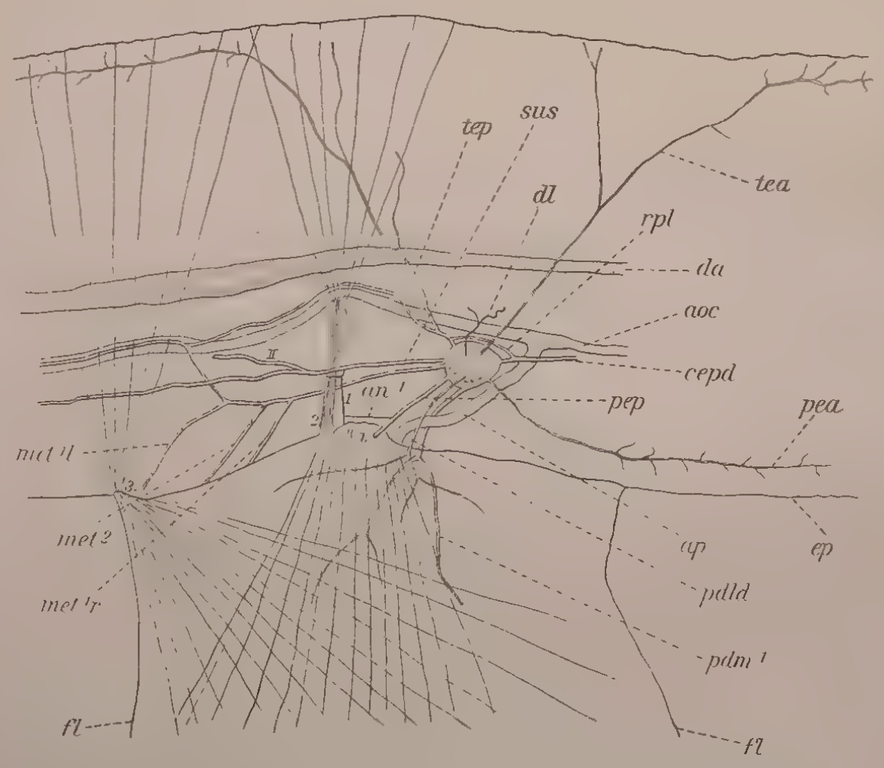
2



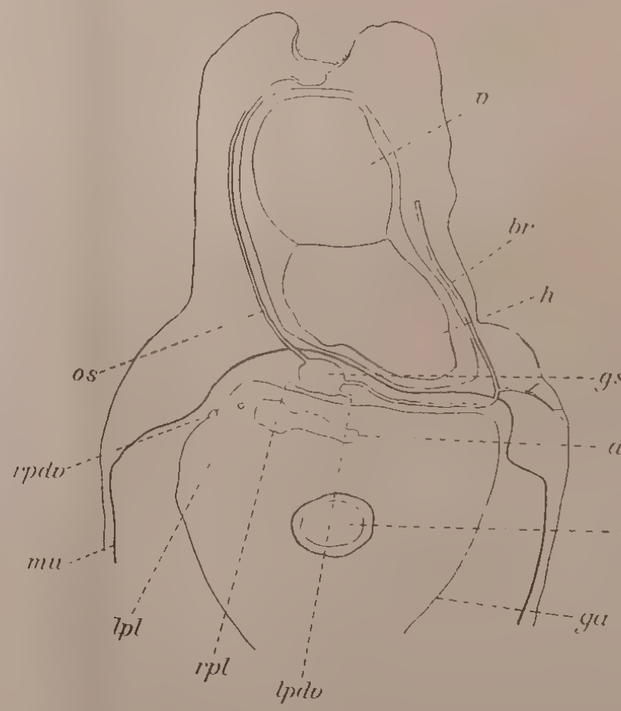
4



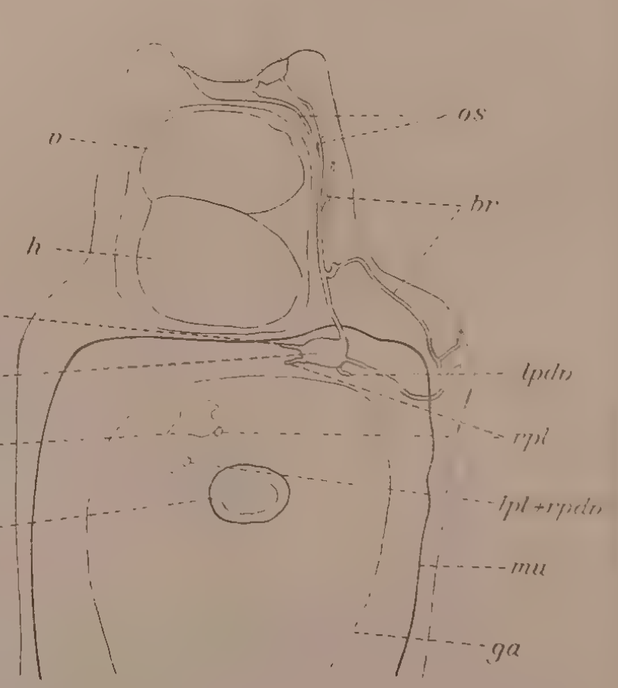
3



5a



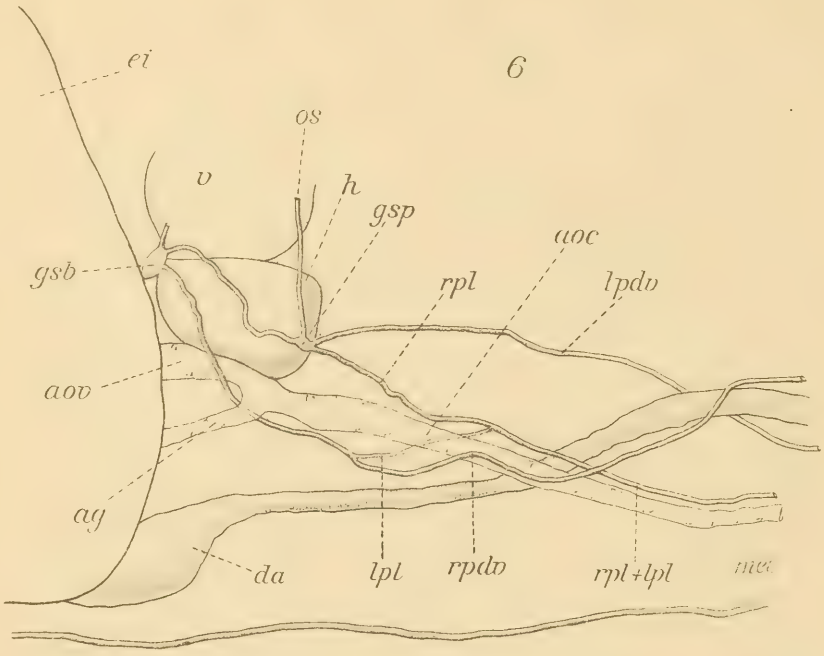
5b

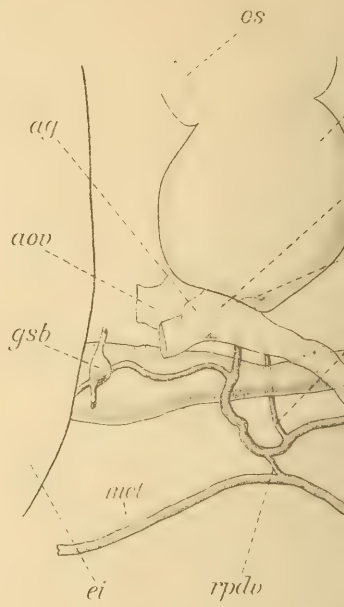


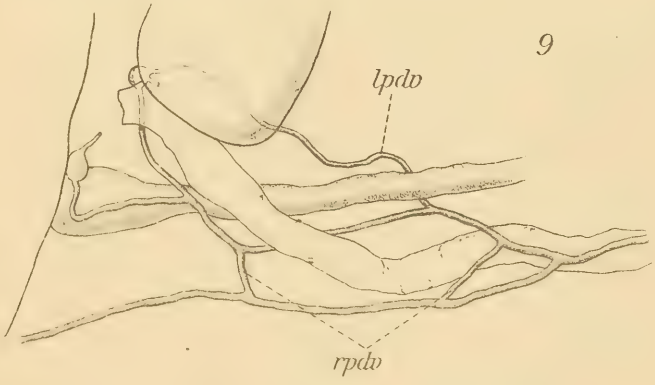
Bruel gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

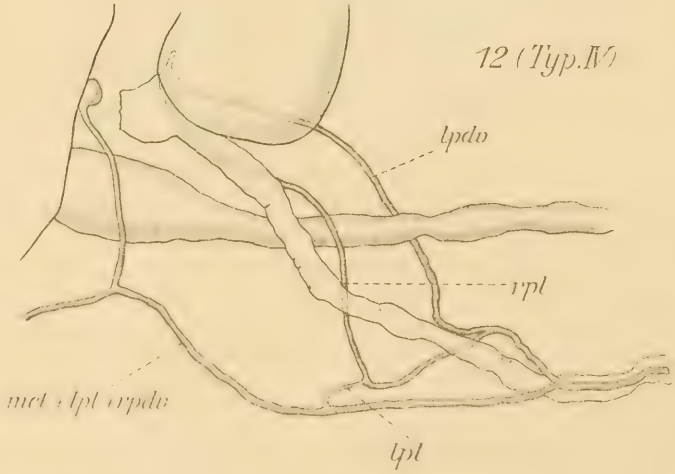
P. Weise, Lith. Jena.

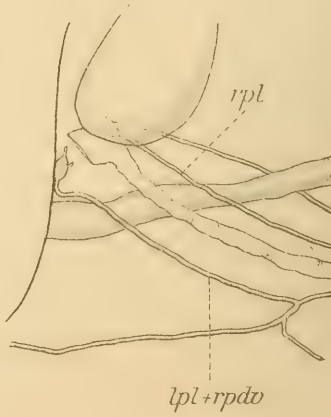

6
ei
os
v
h
gsp
aoc
gsb
rpl
lpdv
aov
ag
da
lpl
rpdv
rpl+lpl
mcl

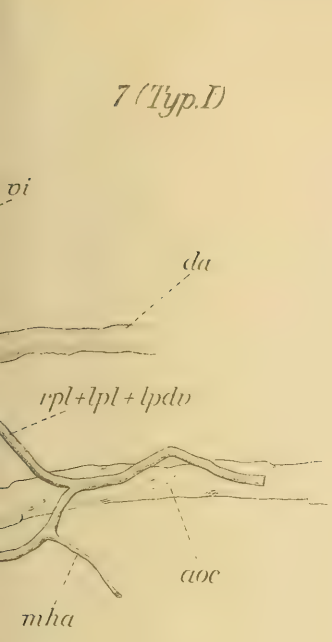

os
ag
aov
gsb
mcl
ei
rpdv

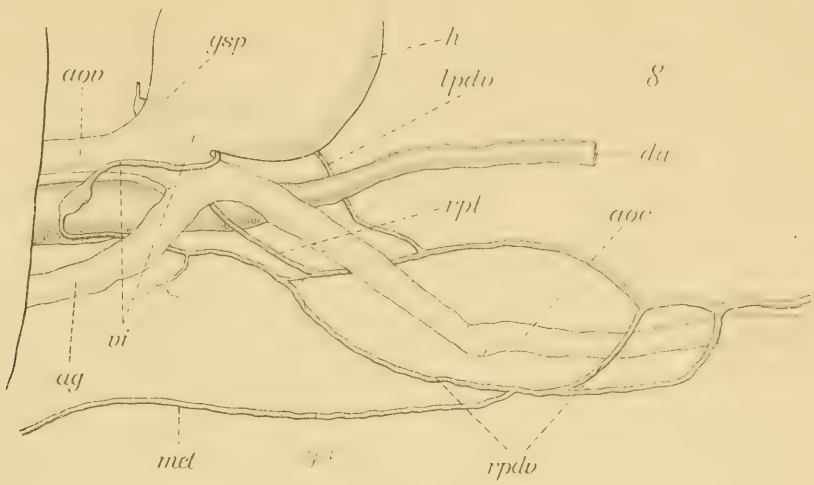

9
lpdv
rpdv

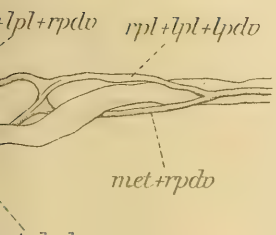
lpdv

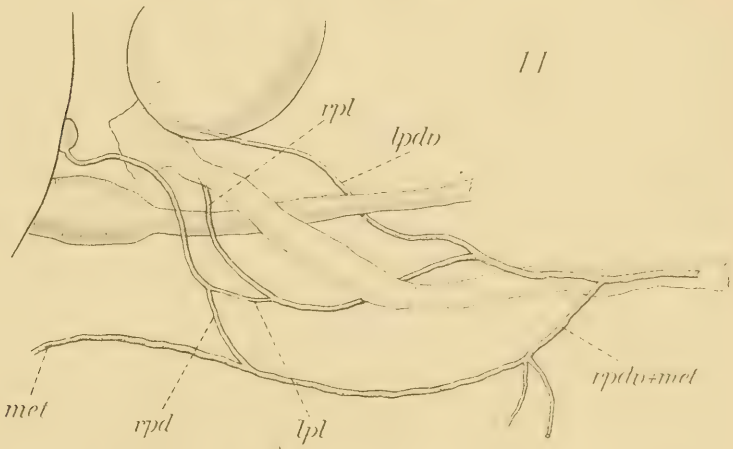

12 (Typ. IV)
lpdv
rpl
mcl + lpl + rpdv
lpl

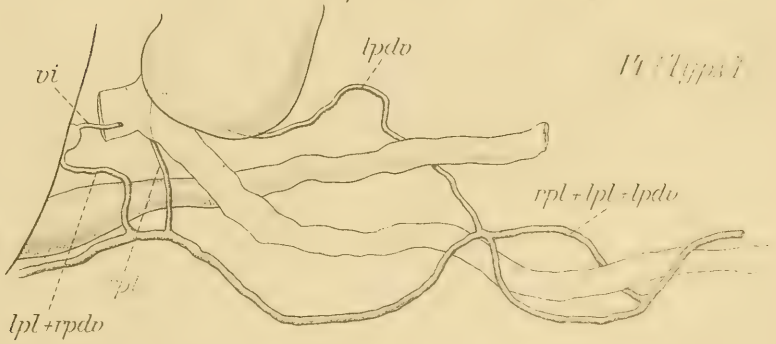

rpl
lpl+rpdv

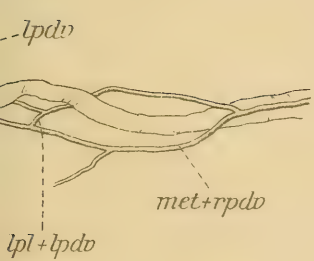


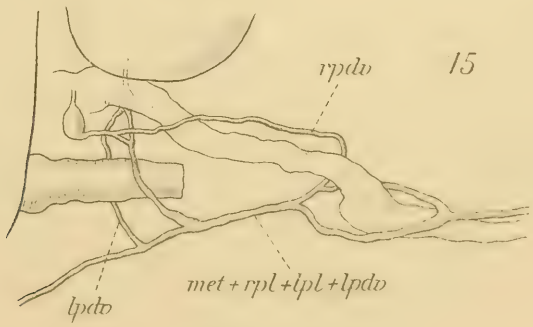






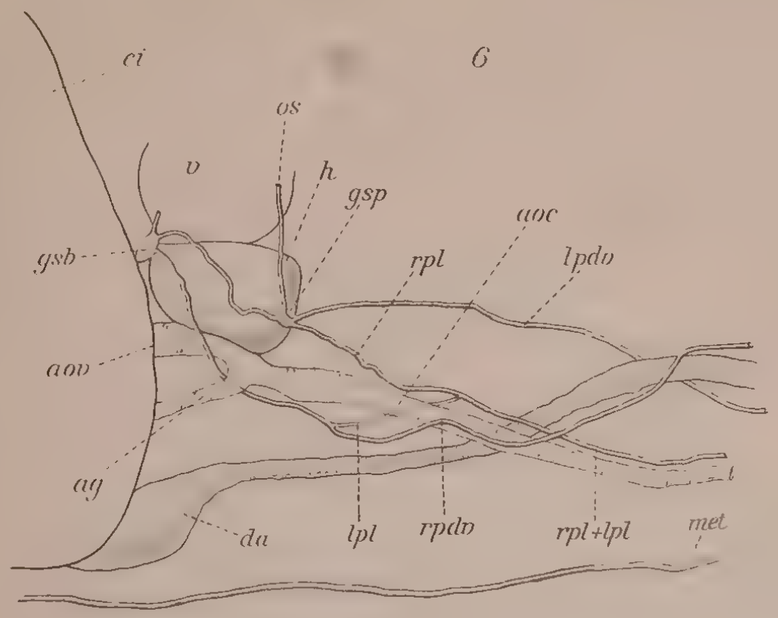


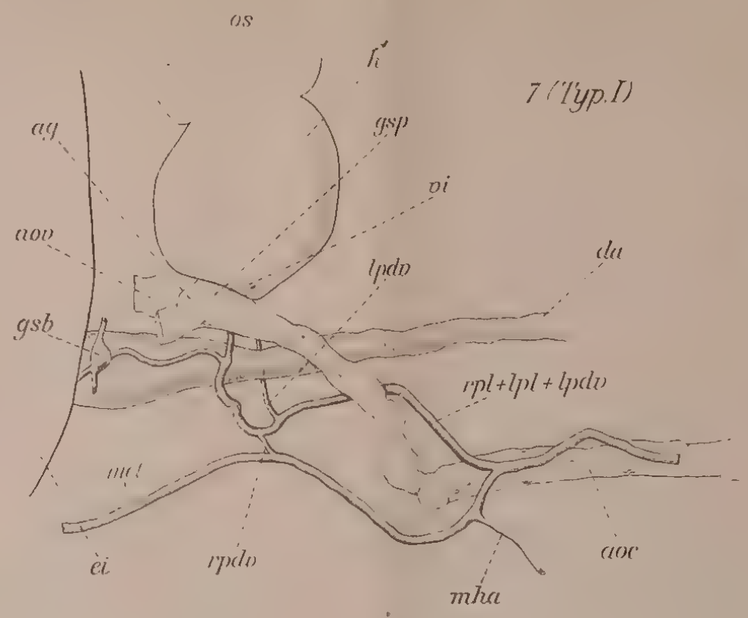


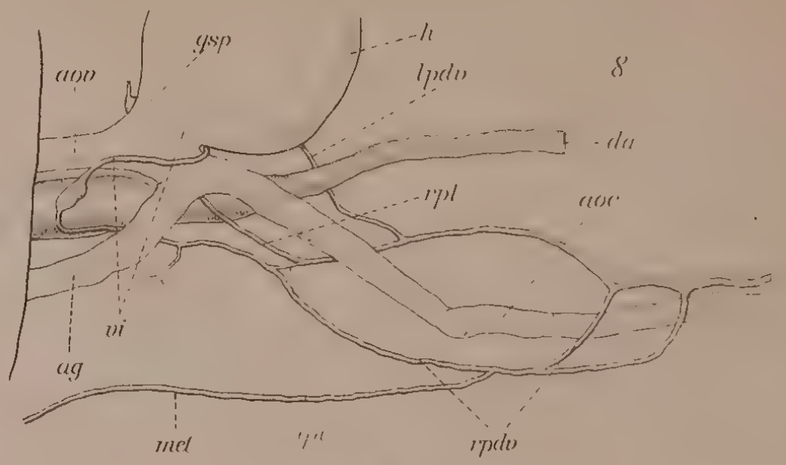


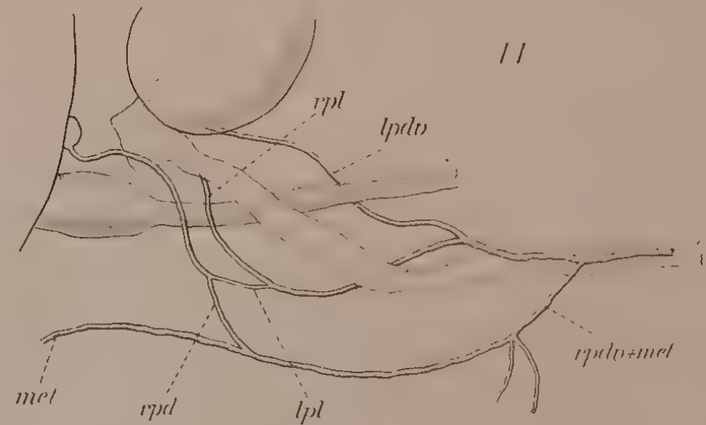
er in Jena.

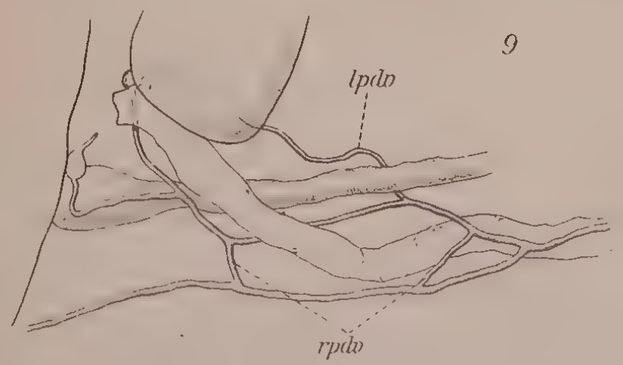
P. Weise, Lith. Jena.

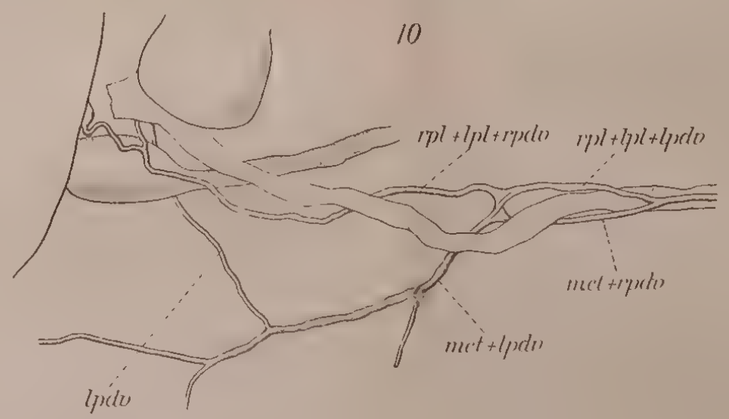


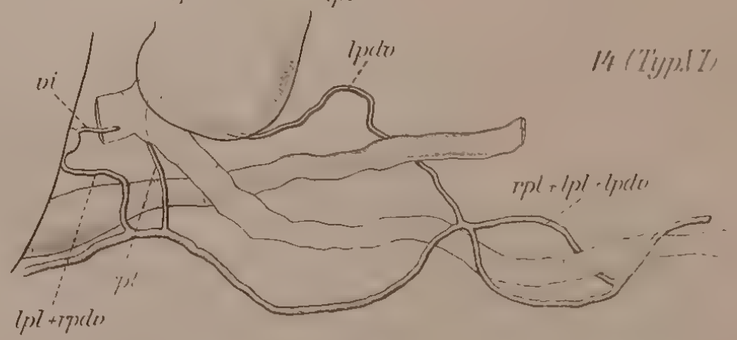


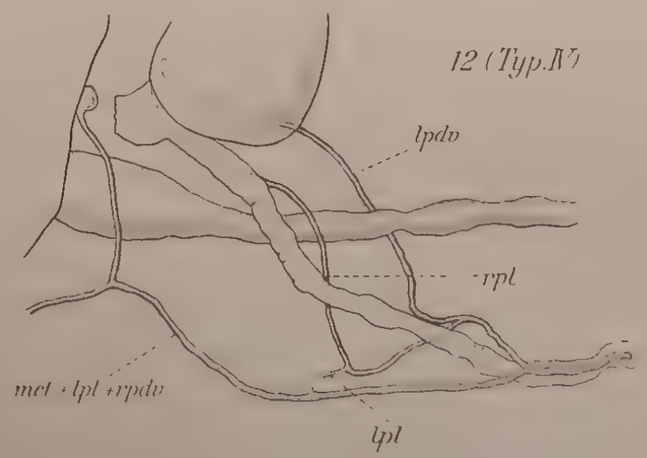


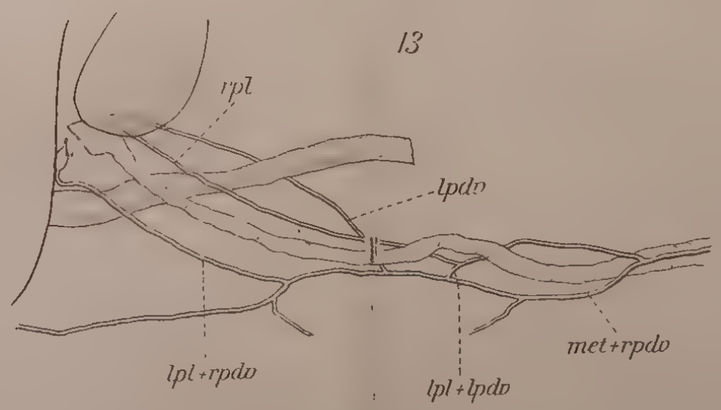


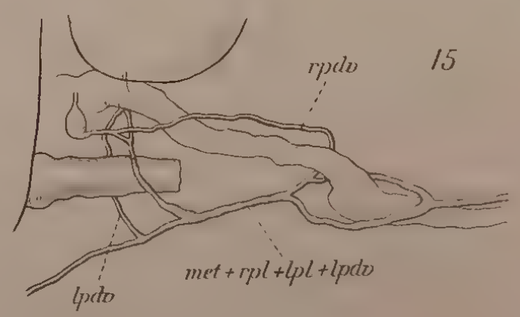












Brael ge.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

P. Weise, Lith. Jena.

Die angegebenen Preise sind die jetzt giltigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. — Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich.

Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen. Eine kritisch-experimentelle Studie; zugleich ein Beitrag zur Theorie der Mneme. Von Dr. med. **Rudolph Brun,** Zürich. Mit 51 Abbild. im Text. VIII, 234 S. gr. 8° 1914 Mk 18.—

Die Orientierung der Tiere im Raum. Von Prof. Dr. **Alfred Kühn,** Privatdozent für Zoologie an der Universität Berlin. Mit 40 Abbild. im Text. IV, 71 S. gr. 8° 1919 Mk 6.—

Der Flug der Insekten und Vögel. Eine Gegenüberstellung. Von **Richard Demoll,** ord. Prof. an der Universität München. Mit 18 Abbild. im Text und 5 Tafeln (Autotypie). II, 69 S. gr. 8° 1918 Mk 9.—

Mazedonische Ameisen. Beobachtungen über ihre Lebensweise. Von Dr. **Franz Doflein,** o. ö. Prof. der Zoologie an der Universität Breslau. Mit 10 Abbild. im Text und 16 Abbild. auf 8 Tafeln. III, 74 S. gr. 8° 1920 Mk 14.—

Der Ameisenlöwe. Eine biologische, tierpsychologische u. reflexbiologische Untersuchung. Von Dr. **Franz Doflein,** o. Prof. der Zoologie an der Univ. Freiburg i. Br. Mit 10 Tafeln und 43 Abbild. im Text. V, 138 S. gr. 8° 1916 Mk 27.—

Die Asseln oder Isopoden Deutschlands. Von Prof. Dr. **Friedrich Dahl.** Mit 107 Abbild. im Text. VI, 90 S. gr. 8° 1916 Mk 8.40

Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere unter besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. Von Prof. Dr. **Friedrich Dahl.**

I. Teil: **Die Beziehungen des Körperbaues und der Farben zur Umgebung.** Mit 223 Abbild. im Text. VI, 113 S. gr. 8° 1913 Mk 11.25

Praktikum der Insektenkunde. Nach biologisch-ökologischen Gesichtspunkten. Von Prof. Dr. **Walther Schoenichen.** Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 261 Abbild. im Text. X, 227 S. gr. 8° 1921 Mk 34.—, geb. Mk 40.—

Leitfaden für das zoologische Praktikum. Von Dr. **Willy Kükenthal,** o. ö. Prof. der Zoologie und vergleich. Anatomie an der Universität Breslau. Achte, umgearbeitete Auflage. Mit 174 Abbild. im Text. VIII, 322 S. gr. 8° 1920 Mk 28.—, geb. Mk 36.—

Leitfaden für das mikroskopisch-zoologische Praktikum. Von Dr. **Walter Stempell,** Prof. der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 85 Abbild. im Text. VII, 105 S. gr. 8° 1919 Mk 10.50, geb. Mk 14.50

Handbuch der Entomologie

Bearbeitet von: Dr. C. BÖRNER, Naumburg a. S.; Prof. Dr. E. DEEGENER, Berlin; Prof. Dr. K. ECKSTEIN, Eberswalde; Dr. A. HANDLIRSCH, Wien; Prof. Dr. O. HEINECK, Alzey; Dr. K. HOLDHAUS, Wien; Dr. H. v. LENGERKEN, Berlin; Prof. Dr. J. NUSBAUM†, Lemberg; Dr. O. PROCHNOW, Berlin-Gr. Lichterfelde; Dr. L. REH, Hamburg; Prof. Dr. EW. H. RÜBSAAMEN† Berlin; Prof. Dr. CHR. SCHRÖDER, Berlin-Lichterfelde.

Herausgegeben von

Prof. Dr. Chr. Schröder (Berlin-Lichterfelde)

In drei Bänden.

Das „Handbuch der Entomologie" will eine erschöpfende, quellenartige Uebersicht über das gesamte Wissensgebiet der Entomologie geben, der vorliegenden Disposition nach einstweilen in Beschränkung der Bearbeitung einer Geschichte der Entomologie, der Sammel- und Musealtechnik u. ä., der Psychologie wie der deszendenztheoretischen Fragen.

Auf keinem anderen Gebiet der Zoologie erscheint die Literatur so äußerst umfangreich und zerstreut, derart, daß ihr möglichst vollständige Zusammenfassung nach den bisherigen Tatsachenergebnissen wie in bezug auf die grundlegenden Probleme und noch offenen Fragen unter besonderer Berücksichtigung auch der experimentell-entomologischen Forschung als die ganz wesentliche Aufgabe des „Handbuches" betrachtet worden ist.

Band I bringt die Bearbeitung der Anatomie, Histologie und Morphologie der Larven und Imagines, der Oo- und Spermatogenese wie Embryogenie, der allgemeinen Morphologie, der Erscheinungen der Parthenogenesis, Dimorphose . . . Metamorphose. Autoren sind die Herren Dr. C. Börner (Naumburg a. S.), Prof. Dr. P. Deegener (Berlin), Dr. H. v. Lengerken (Berlin), Dr. O. Prochnow (Berlin-Lichterfelde).

Band II enthält die Bionomie (einschl. der ökonomischen Entomologie), Blütenbiologie, Psychologie, Zoogeographie, Deszendenztheorie (einschließl. der experimentellen Entomologie). Autoren sind die Herren Prof. Dr. K. Eckstein (Eberswalde), Prof. Dr. O. Heineck (Alzey), Dr. K. Holdhaus (Wien), Dr. L. Reh (Hamburg), Prof. Dr. Ew. H. Rübsaamen (Berlin) und der Herausgeber,

Band III. gehört der Bearbeitung der Paläontologie und Phylogenie wieder systematischen Uebersicht Autor Herr Dr. A. Handlirsch (Wien).

Da auch auf die illustrative Ausstattung des Werkes besonderer Wert gelegt worden ist, darf dieses „Handbuch der Entomologie" erwarten, seinem mit ernster Hingebung erstrebten Ziele voll zu entsprechen, ein Fundament zu werden für das Studium der Insekten, auf dem auch kommende Forscher weiterbauen können, zur Ausdehnung und gleichzeitigen Vertiefung unserer Kenntnisse dieser hochinteressanten Tiergruppen und hiermit des organischen Geschehens überhaupt.

Bis September 1921 erschien Lfg. 1—7 mit folgendem Inhalt:

Band I:

Kap. 1: **Haut und Hautorgane.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit 38 Abb. Nebst Anhang: **Die Organe zur Lautäußerung.** Von Dr. O. Prochnow, Gr.-Lichterfelde-Berlin. Mit 12 Abb. (S. 1—75.)
„ 2: **Nervensystem.** Von Prof. Dr. P. Degener, Berlin. Mit 40 Abb. (S. 76—139.)
„ 3: **Sinnesorgane.** Von demselben. Mit 74 Abb. (S. 140—233.)
„ 4: **Der Darmtraktus und seine Anhänge.** Von demselben. Mit 59 Abb. (S. 234—315.)
„ 5: **Respirationsorgane.** Von demselben. Mit 63 Abb. (S. 316—382.)
„ 6: **Zirkulationsorgane und Leibeshöhle.** Von demselben. Mit 45 Abb. (S. 383—437.)
„ 7: **Muskulatur und Endoskelett.** Von demselben. Mit 16 Abb. (S. 438—465.)
„ 8: **Geschlechtsorgane.** Von demselben. Mit 55 Abbild. (S. 466—533.)
„ 9: **Mechanik des Insektenfluges.** Von Dr. O. Prochnow, Berlin-Großlichterfelde. Mit 25 Abb. (S. 534—560.)

Band III:

Kap. 1: **Aus der Geschichte der Entomologie.** Von Dr. A. Handlirsch, Wien. Mit 1 Abb. (S. 1—21.)
„ 2: **Ueber entomologische Literatur und ihre Benutzung.** Von demselben. (S. 22—32.)
„ 3: **Zur entomologischen Technik.** Von demselben. Mit 17 Abb. (S. 33—60.)
„ 4: **Die systematischen Begriffe.** Von demselben. (S. 61—78.)
„ 5: **Nomenklatur, Typen und Zitate.** Von demselben. (S. 79—99.)
„ 6: **Terminologie der für die Systematik wichtigsten Teile des Hautskelettes.** Von demselben. Mit 33 Abb. (S. 100—116.)
„ 7: **Palaeontologie.** Von demselben. Mit 186 Abb. (S. 117—306.)
8: **Phylogenie oder Stammesgeschichte.** Von demselben. Mit 52 Abb. und 2 Stammbaumfig. (S. 307—368.)

Preis für Lieferung 1—7: je Mk 15.—

SMITHSONIAN INSTITUTION THE LIBRARY

SMITHSONIAN INSTITUTION
THE LIBRARY

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00805 1161